Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN — **L. BRAUNER** MÜNCHEN — **E. BÜNNING** TÜBINGEN

49. BAND, 3. HEFT

MIT 49 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 18. JUNI 1957)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1957

Planta (Berl.)

Preis DM 22.—

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an
Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Inst. der Universität.*

Springer-Verlag
Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

---

49. Band **Inhaltsverzeichnis** 3. Heft

Ferling, E., Die Wirkungen des erhöhten hydrostatischen Druckes auf Wachstum und Differenzierung submerser Blütenpflanzen. Mit 24 Textabbildungen 235

Guttenberg, H. v, und H. Müller, Die laterale Anisophyllie von Coleus hybridus als Korrelationsphänomen. Mit 4 Textabbildungen 271

Kaldewey, H., Wachstumsverlauf, Wuchsstoffbildung und Nutationsbewegungen von Fritillaria meleagris L. im Laufe der Vegetationsperiode. Mit 21 Textabbildungen 300

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta, Bd. 49, S. 235—270 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

DIE WIRKUNGEN DES ERHÖHTEN HYDROSTATISCHEN DRUCKES AUF WACHSTUM UND DIFFERENZIERUNG SUBMERSER BLÜTENPFLANZEN

Von

ELEONORE FERLING

Mit 24 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. Januar 1957)

Einleitung

Beim Studium der Literatur über die Wirkungen des Milieus auf die Wasserpflanzen muß auffallen, daß ein Faktor bisher fast völlig unberücksichtigt geblieben ist: der erhöhte hydrostatische Druck des Wassers in seiner Wirkung auf submerse Blütenpflanzen. Als erster äußerte SCHIMPER (1854) die Ansicht, daß die „Magie des Drucks" eine entscheidende Rolle bei der Formbildung der Wasserpflanzen spiele. GLÜCK (1905, S. 267—268) zog mehrere Arten von Wasserpflanzen in verschiedenen Wassertiefen und beobachtete, daß in größeren Tiefen bevorzugt Wasserblätter, in sehr geringen Tiefen bevorzugt Luftblätter gebildet werden. Durch diese Versuche ist allerdings nicht bewiesen, daß es gerade der Druck ist, der diese Änderungen bewirkt. Erst GESSNER (1952) trennte im Experiment den hydrostatischen Druck als ökologischen Faktor von den anderen Faktoren, die sich mit zunehmender Wassertiefe verändern. (Faktoren, die sich zwangsläufig durch verschiedenen Druck ändern — etwa Infiltration der Intercellularen, Änderung der Gaslöslichkeit usw. — konnten dabei natürlich nicht ausgeschaltet werden.) GESSNERS wesentlichste Ergebnisse sind: Drücke von mehr als 0,5 atü setzen das Wachstum von *Hippuris*-Sprossen stark herab; unter Druck gezogene Pflanzen haben kleinere Blätter und einen geringeren Durchmesser der Sproßachsen. Die Wachstumshemmung wird damit erklärt, daß nach KLEIN (zit. in GESSNER 1955, S. 193—194) sich die Ausscheidung von Assimilaten bei unter Druck gezogenen Pflanzen erhöht, während die Assimilationsrate sich unter Druck nicht ändert.

Methodik

Als Versuchspflanzen wurden verwendet: *Ranunculus circinatus*, *Elodea canadensis* und vor allem *Potamogeton densus*. Die Arbeit mit *Potamogeton densus* hat einen Nachteil: diese Art läßt sich schlecht unbewurzelt im stehenden Wasser für längere Zeit kultivieren, denn es bilden sich dabei Hungerformen. Die Versuche dauerten aber selten länger als 3—4 Wochen, und in so kurzer Zeit machte sich diese Schädigung nur selten bemerkbar. Das Material wurde jedesmal einen Tag

vor Versuchsbeginn frisch aus verschiedenen Bächen und Gräben in der Umgebung von Augsburg geholt. Die Wahl von *Potamogeton densus* als Hauptversuchspflanze hatte jedoch auch verschiedene Vorteile: bei Wachstumsversuchen ist die Streuung der Zuwachswerte bei unter gleichen Bedingungen gezogenen Pflanzen sehr gering. Außerdem blüht die Art unter Wasser und neigt, solange der Hauptsproßvegetationspunkt vorhanden ist, sehr wenig zu Verzweigungen, was für verschiedene Versuche wertvoll war. Vor allem aber spricht diese Art in ihren Reaktionen sehr empfindlich auf den Druck an. Die Versuche wurden in 5 Liter fassenden Glasflaschen ausgeführt. Die Pflanzen befanden sich während der Versuchsdauer in Knopscher Nährlösung, die mit Leitungswasser auf das 10fache des vorgeschriebenen Volumens verdünnt war. Der Überdruck wurde durch eine Quecksilbersäule erzeugt, wie es Abb. 1 a darstellt. Bei den Kontrollen ohne Überdruck stand das Quecksilber in den beiden Rohrschenkeln gleich hoch (Abb. 1 b). Vor jedem Versuch wurde das Quecksilber mit einem starken Wasserstrahl durchspült, um etwa gebildete lösliche Oxyde auszuwaschen.

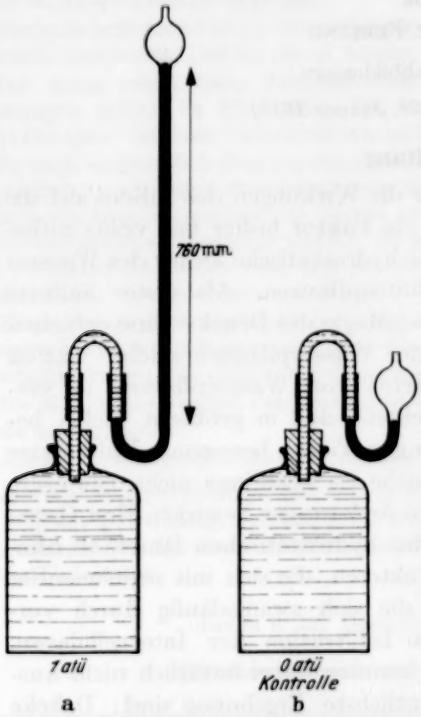


Abb. 1 a u. b. Versuchsanordnung. ▬ Quecksilber; ▨ Wasser

Die Pflanzen assimilierten während des Versuchs. Unter Drücken von 0,5 atü und mehr blieb der gebildete Sauerstoff in Lösung. Bei den Vergleichssprossen wurde bei starker Assimilation der Sauerstoff häufig gasförmig abgegeben, so daß sich im Manometerrohr ein Gaspolster zwischen Quecksilber und Versuchswasser bildete. Man könnte einwenden, die während der Versuchsdauer festgestellten Unterschiede seien mindestens z. T. dadurch verursacht, daß bei den unter Druck gezogenen Pflanzen das Versuchswasser mit dem Quecksilber in ständiger Berührung stand, während dies in den Flaschen mit den Vergleichssprossen nicht immer der Fall war. Aus diesem Grunde wurde die Wirkung metallischen Quecksilbers auf die Pflanzen geprüft. Bei einer so kleinen Berührungsfläche des Quecksilbers mit dem Wasser, wie es bei den geschilderten Versuchen der Fall war (lichte Weite der Manometerrohre 9 mm), und bei 40 cm Entfernung zwischen Quecksilber und Pflanze konnte in keinem Fall eine Veränderung gegenüber *den* Sprossen festgestellt werden, deren Versuchswasser zeitweise durch Luft vom Quecksilber getrennt war. Quecksilber wirkt nur dann vergiftend, wenn es in größerer Menge sehr nahe bei den Pflanzen oder gar in unmittelbarer Berührung mit ihnen im Wasser liegt. Es bewirkt dann vor allem ein Ausbleichen der Pflanzen.

Um zu verhindern, daß die Sprosse während des Versuchs regellos durcheinanderschwammen wurden sie mit dünnen Bastfäden an kurzen Glasröhrchen festgebunden und so am Boden der Flasche verankert.

Die statistische Sicherung erfolgte, wenn nicht anders vermerkt, mit dem t-Test, beschrieben z. B. bei PÄTAU. Als Maß für die Streuung σ wird bei den einzelnen Versuchen der Wert $\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (M - i)^2}{n - 1}}$ [1] angegeben. Der Sicherheitsquotient t ergibt sich dann als $t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_2} + \frac{\sigma_2^2}{n_1}}}$. Die Zufallswahrscheinlichkeit P wurde den t-Tafeln von PÄTAU entnommen. Eine Differenz wird dann als signifikant betrachtet, wenn $P \leq 0{,}0027$.

Ergebnisse

1. Unmittelbare Schädigung der Meristeme

Der erhöhte hydrostatische Druck wirkt qualitativ auf alle untersuchten Pflanzenarten gleich, jedoch ergeben sich beträchtliche quantitative Unterschiede. Setzt man eine Serie von Pflanzen unter höheren hydrostatischen Druck, etwa 1 oder 2 atü, so sinken die Pflanzen zu Boden, und wenn man sie nach einigen Tagen herausnimmt, kann man an der glasig durchscheinenden Struktur deutlich erkennen, daß die Intercellularen nun mit Wasser gefüllt sind. Zugleich sind die Gewebe vergleichsweise spröde geworden. Wird der Druck entfernt, so dauert es lange, bis die Pflanzen das Wasser aus den Intercellularen verdrängt und wieder durch Gas ersetzt haben. Auf eine Serie von 30—40 Pflanzen wirkte 6 Tage lang der Druck von 1 atü. Dann wurden die Pflanzen in Glaszylindern ohne Druck weitergezogen. Es dauerte im Herbst fast 3 Wochen, bis einige der Pflanzen, die bis dahin am Boden lagen, an die Oberfläche stiegen. Dies wird einer der Punkte sein, an denen die Kausalanalyse der Druckwirkung einsetzen muß; denn es ist vermutlich für den Gasstoffwechsel der Pflanze nicht gleichgültig, ob ihre Intercellularen mit Gas oder mit Wasser gefüllt sind.

Abb. 2. *Potamogeton densus*. Die schwarz gezeichneten Pflanzenteile sind abgestorben

Außerdem scheint der Druck direkt schädigend auf die Meristeme der Pflanzen zu wirken. Unter den Pflanzen, auf die der Druck von 1 atü gewirkt hat, sind stets einige nicht mehr lebensfähig. Bei Druckeinwirkung von 2 atü reagiert häufig fast die Hälfte der Pflanzen in dieser Weise. Die Schädigung und das Absterben erfolgen in charakteristischer Weise (Abb. 2): die obersten Blätter der Pflanze und die stengelnahen Teile der älteren, aber noch nicht ausgewachsenen Blätter

[1] M = Mittelwert; i = Einzelwert.

sind bräunlich verfärbt, ebenso die jüngeren Internodien unmittelbar über den Knoten. Diese jungen Gewebe sehen etwa so aus, als begännen sie zu faulen. Bei der leisesten Berührung brechen die jüngeren Internodien an den geschädigten Stellen ab, so daß die Pflanze in einzelne Glieder zerlegt wird. Die jüngsten Blätter in der Gipfelknospe und der Vegetationskegel sind häufig breiig zersetzt. Dieser Art der Schädigung unterliegen jedoch nur die jungen, noch unausgewachsenen Pflanzenteile. Vor allem bei *Potamogeton densus* ist der Prozentsatz der getöteten Pflanzen ziemlich hoch. Bei *Elodea canadensis*, die in allen Reaktionen viel schwächer auf den Druck anspricht, wurde diese Wirkung nur einige Male bei Pflanzen gefunden, die bei 2 atü gezogen waren. Bei *Ranunculus circinatus* zeigte sie sich in fast demselben Ausmaß wie bei *Potamogeton*. Es waren dabei stets nur die Vegetationspunkte und die zwei jüngsten noch mit bloßem Auge sichtbaren Blätter geschädigt. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß es zunächst stets nur wenige Pflanzen einer Serie sind, die geschädigt werden. Die übrigen Pflanzen zeigen als äußerlich sichtbare Veränderung nur jenes oben beschriebene glasig durchscheinende Aussehen. Die Frage, ob diese übrigen Pflanzen noch lebensfähig sind, sollte folgender Versuch klären: eine Serie von *Potamogeton densus* wurde für 6 Tage den Bedingungen des Versuches ausgesetzt. Nach dieser Zeit war bereits ein Teil der „Druckpflanzen" äußerlich sichtbar geschädigt (Tabelle 1). Nun sollte untersucht werden, wie viele Pflanzen noch nachträglich abstarben. Wegen der Kultivierungsschwierigkeiten im stehenden Wasser wurden die Pflanzen mit Bastfäden an Drahtringe gebunden und in denselben Bach versenkt, aus dem sie stammten. Dort hatten die Pflanzen offenbar sehr gute Lebensbedingungen. Nach 5 bzw. 13 weiteren Tagen zeigte sich, daß nicht nur diejenigen Pflanzen lebensunfähig geworden waren, die schon unmittelbar nach Entfernung des Druckes geschädigt waren, sondern bei 2 atü alle Pflanzen, bei 1 atü ein großer Teil (Tabelle 1).

Tabelle 1. *Potamogeton densus*

Druck in atü	Anzahl der Pflanzen n	Nach 6 Tagen Druckeinwirkung geschädigt	5 Tage nach Entfernen des Druckes abgestorben	13 Tage nach Entfernen des Druckes abgestorben
0	32	0	0	0
1	32	9	14	22
2	16	7	16	16

2. Hemmung der Organdifferenzierung

Auch bei den lebensfähig gebliebenen Pflanzen hat aber der Druck offensichtlich an den Meristemen angegriffen, nämlich in der Weise, daß die Differenzierung von Organen unterdrückt wird. Die Ausbildung von Blättern, Adventivwurzeln, Blüten und Seitensprossen wird verzögert.

a) Hemmung der Blattneubildung

Bei gleich langen Sprossen wurden die mit bloßem Auge sichtbaren Blätter bzw. Blattquirle abgezählt. Dann wurden die Pflanzen in der beschriebenen Weise in die Versuchsflaschen eingesetzt und nach dem Versuch die Blätter wieder gezählt. Bei höheren Drücken zeigte sich immer eine eindeutige und teilweise sehr starke Hemmung der Blattneubildung. Bei 0,5 atü allerdings konnte in keinem Fall eine statistisch gesicherte Änderung festgestellt werden, bei *Elodea* auch nicht bei 1 atü. Die Versuche liefen bei *Elodea* (Tabelle 2) 13 Tage, bei *Potamogeton* 11 Tage (Abb. 3), bei *Ranunculus* 20 Tage (Abb. 4).

Hier läßt sich deutlich erkennen um wieviel empfindlicher als *Elodea* *Potamogeton* gegenüber dem Druck ist. Bei *Potamogeton* kamen unter 1 atü 44%, unter 2 atü 11% der

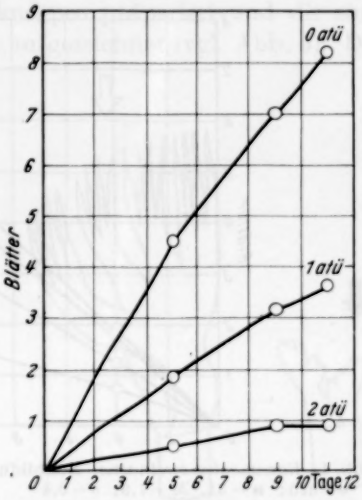


Abb. 3. *Potamogeton densus.* Neubildung von Blättern unter verschiedenen Drücken.
0 atü: $n = 18$, $M = 8{,}2$, $\sigma = 1{,}6$ } $P < 0{,}0027$
1 atü: $n = 20$, $M = 3{,}6$, $\sigma = 0{,}8$ } $P < 0{,}0027$
2 atü: $n = 10$, $M = 0{,}9$, $\sigma = 0{,}3$ }

Tabelle 2. *Elodea canadensis*

Druck in atü	n	Zunahme an Blättern	σ	P
0	24	19,0	4,7	$> 0{,}05$
0,5	21	17,5	3,3	
1	10	18,2	3,3	$> 0{,}05$
2	19	6,0	2,3	$\ll 0{,}001$

unter Normalbedingungen gebildeten Blätter neu hinzu, bei *Elodea* waren es unter 2 atü bei etwa gleicher Versuchsdauer immer noch 32%. Diese Prozentsätze schwanken je nach Jahreszeit geringfügig und sind bei verschiedenen Rassen der gleichen Art etwas unterschiedlich.

Bei der Betrachtung der Blattbildungshemmung kommt noch eine Komplikation hinzu. Es handelt sich offensichtlich nicht um eine Verzögerung der Blattneubildung, vielmehr scheint es einerseits einen „*kritischen Druck*" zu geben, bei dessen Überschreitung eine Neubildung von Blättern nicht mehr möglich ist, andererseits aber einen „*kritischen Entwicklungszustand*" des Blattes; dieser und jüngere Embryonalzustände können nicht mehr weiterentwickelt werden. Einen solchen Schluß legt die Betrachtung der Zeitkurve der Blattneubildung nahe (Abb. 3 und 4); eine Reihe weiterer Versuche zeigte qualitativ gleiche Ergebnisse. Unter Normalbedingungen ist die

Kurve der Blattneubildung für die betrachtete Versuchsdauer praktisch eine Gerade, die mit der Abszisse einen gewissen Winkel einschließt. Die Größe dieses Winkels gibt die Geschwindigkeit an, mit der Blätter gebildet werden. Die leichte Abweichung der Kurve von der Geraden bei *Potamogeton* dürfte mit den oben erwähnten Ernährungsschwierigkeiten bei dieser Versuchspflanze zusammenhängen. *Ranunculus* liefert auch bei 0,5 und 1 atü eine Gerade. Bei der 2 atü-Kurve fällt stets eine deutliche Krümmung auf: die Kurve steigt langsam an und verläuft

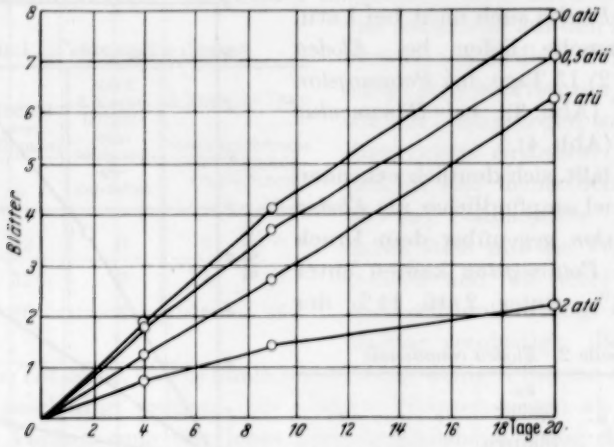


Abb. 4. *Ranunculus circinatus.* Neubildung von Blättern unter verschiedenen Drücken.
0 atü: $n = 31$, $M = 7{,}9$, $\sigma = 0{,}4$
0,5 atü: $n = 19$, $M = 7{,}1$, $\sigma = 0{,}84$, gegen 0 atü: $P > 0{,}05$
1 atü: $n = 31$, $M = 6{,}3$, $\sigma = 0{,}8$ gegen 0,5 atü: $P > 0{,}05$, gegen 0 atü $P < 0{,}0027$
2 atü: $n = 12$, $M = 2{,}2$, $\sigma = 0{,}94$ gegen 1 atü: $P < 0{,}0027$

gegen Versuchsende immer flacher. Biologisch ausgedrückt heißt dies, daß zunächst eine Anzahl von bereits angelegten Blättern voll ausgebildet wird (noch langsamer als bei 1 atü), und von einem gewissen Entwicklungszustand an die Weiterentwicklung der embryonalen Blätter zum Stillstand kommt. GESSNER fand bei *Hippuris vulgaris* in ähnlicher Weise einen „kritischen Druck", bei dessen Überschreitung kein Zuwachs mehr erfolgt. Der in Abb. 4 dargestellte Versuch wurde im August ausgeführt, bei einem zweiten, 16 Tage dauernden Versuch im Oktober

Tabelle 3. *Ranunculus circinatus. Hemmung der Blattentwicklung. Versuchsdauer bei beiden Versuchen auf 16 Tage umgerechnet*

Druck in atü	August			Oktober			P
	n	Blätter	%	n	Blätter	%	
0	31	6,5	100	30	4,7	100	
1	31	5,0	79	20	2,2	47	$<0{,}0027$
2	12	1,9	28	11	1,0	21	$=0{,}02$

wurde *Ranunculus* stärker geschädigt als im Sommer, vielleicht infolge der zu dieser Zeit verschlechterten Lebensbedingungen (Tabelle 3).

Die stärkere Beeinträchtigung im Oktober zeigte sich auch darin, daß mehr Pflanzen in der oben geschilderten Weise letal geschädigt waren als beim früheren Versuch. Im August war es bei 2 atü 1 von 16 Pflanzen gewesen, bei 1 atü keine, im Oktober waren es bei 2 atü 5 von 16 Pflanzen, bei 1 atü 8 von 32.

Nun interessiert noch der „kritische Entwicklungszustand". Beim Herbstversuch wurden normale Gipfelknospen präpariert und die einzelnen Entwicklungsstadien der Blätter aufgezeichnet (vgl. Abb. 5). Da im Mittel etwa ein Blatt, höchstens 2 Blätter, bei manchen gar keines gebildet worden war, dürfte das mit dem schwarzen Pfeil bezeichnete Blatt für diesen Versuch der „kritische Entwicklungszustand" sein, der eben nicht mehr fertig entwickelt werden kann. Es ist allerdings möglich, daß bei sehr langer Druckeinwirkung die jungen Blätter sich an den hohen Druck anpassen können und doch noch voll ausgebildet werden. Dies wurde nicht geprüft, weil es schwierig ist, die Pflanzen so lange Zeit unter den Bedingungen des Versuchs gesund und kräftig zu erhalten.

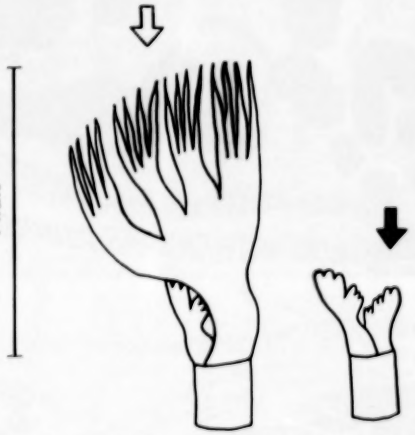
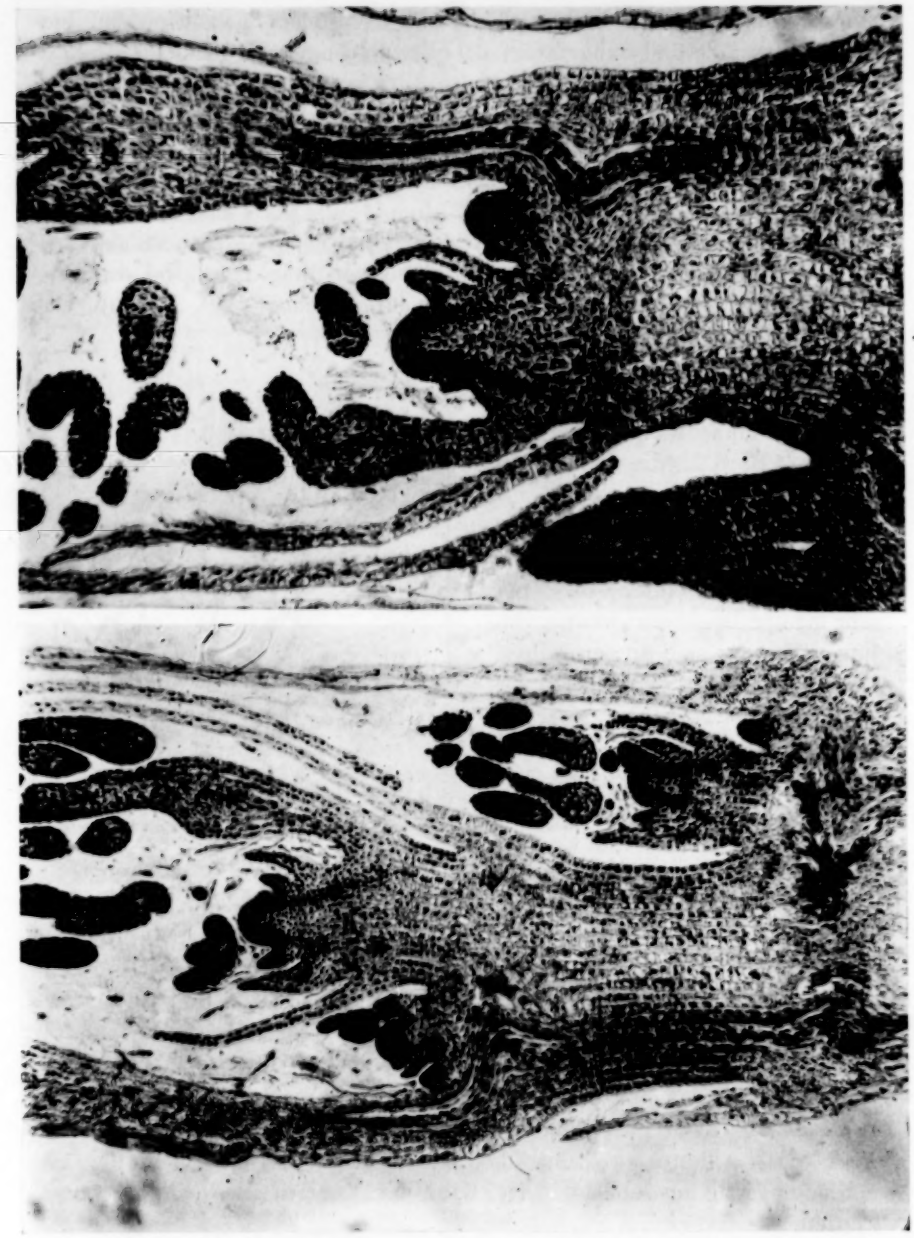


Abb. 5. *Ranunculus circinatus*. Weißer Pfeil: letztes mit bloßem Auge sichtbares Blatt, schwarzer Pfeil: kritischer Entwicklungszustand

Beim Herbstversuch hatten unter 2 atü in der Zeit vom 16. bis zum 26. Tag noch 2 von 11 Pflanzen je ein neues Blatt gebildet (die Anzahl der Versuchspflanzen ist deshalb so klein, weil bis dahin unter 2 atü ein großer Teil der Pflanzen eingegangen war), und zwar diejenigen, bei denen das jüngste mit bloßem Auge sichtbare Blatt am 16. Tag bereits 3 mm groß gewesen war. Bei allen anderen Pflanzen (mit Ausnahme von einer) war das jüngste Blatt 1 mm oder kleiner gewesen und wuchs in diesen 10 Tagen nicht mehr weiter. Bei der einen Ausnahme wuchs das Blatt von 2 mm auf 3 mm heran und es ist anzunehmen, daß es sich noch fertig ausgebildet hätte, wäre der Versuch nicht abgebrochen worden.

Von der ersten Versuchsserie (Abb. 4) wurden die Gipfelknospen mit Juelschem Gemisch fixiert, in Paraffin eingebettet, längsgeschnitten und mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die Abb. 6a und b zeigen — die beiden Präparate waren aus einer größeren Anzahl als



b

a

Abb. 6a u. b. *Ranunculus circinatus*. a 0 atü, b 2 atü

typisch ausgewählt — 2 Vegetationspunkte, die 20 Tage unter den Druckstufen 0 atü bzw. 2 atü gestanden haben. Für eine anatomische Analyse müßten allerdings von der Druckstufe 2 atü noch mehr Gipfelknospen geschnitten werden.

Die Nachwirkungen kurz dauernder sehr hoher Drücke sind der Dauereinwirkung der bisher beschriebenen niedrigeren Überdrücke gleich. Die hohen Drücke wurden mit einer Öldruckpresse in einer Edelstahlbombe erzeugt. Versuchspflanze war *Elodea canadensis*. Nach halbstündiger Einwirkung von 50 atü bildeten die Pflanzen in 19 Tagen nur 18%, nach 2stündiger Einwirkung von 200 atü nur 11% der von den Kontrollen gebildeten Blätter. Der Unterschied von 2 h 200 atü gegenüber $^1/_2$ h 50 atü liegt innerhalb der Fehlergrenze. Am Ende des

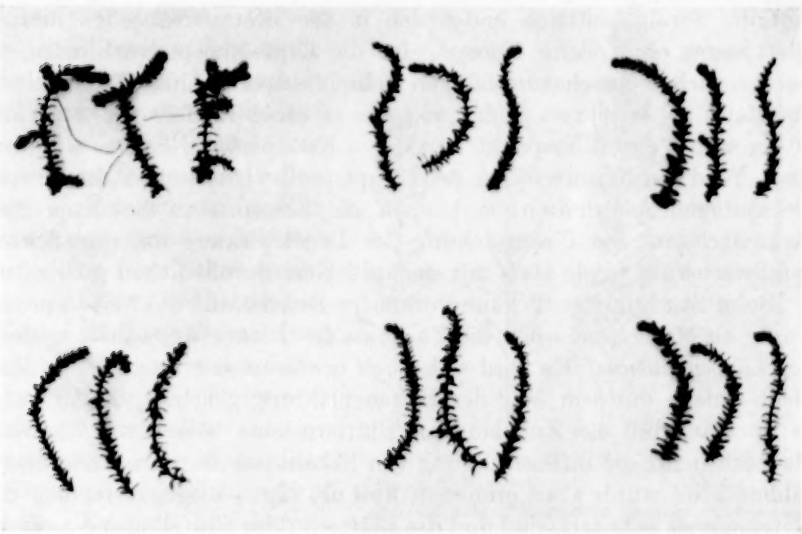


Abb. 7. *Elodea canadensis*. Nachwirkungen kurz dauernder sehr hoher Drücke

Versuchs wurden die Vegetationspunkte unter dem Binokular präpariert. Sie zeigten in jedem Fall, selbst 20 Tage nachdem 500 atü 3 Std lang eingewirkt hatten, ein völlig normales Aussehen.

b) Wirkung erhöhter Drücke auf die Seitensprosse.

Es sei hier gleich die Untersuchung der Nachwirkung sehr hoher Drücke auf die Verzweigung angeschlossen (Abb. 7). Die Versuchsserie ist die gleiche, bei der eben die Blattbildungshemmung beschrieben wurde. Die linke obere Gruppe von 3 Pflanzen stellt Vergleichssprosse dar. Es ist deutlich zu erkennen, daß an den anderen Sprossen auf die $^1/_2$—7 Std Drücke von 50 bis 200 atü eingewirkt hatten, sich in den 19 Tagen Versuchsdauer nur ausnahmsweise Seitensprosse gebildet haben.

In jeder Blattachsel von *Ranunculus circinatus* entspringt regelmäßig ein Seitensproß. Die hemmende Wirkung des erhöhten Druckes auf die Blattbildung an den Seitensprossen wurde auch in den beiden bereits erwähnten Versuchsserien gemessen und scheint im Verhältnis etwas schwächer zu sein als am Hauptsproß.

Eingehend wurde vor allem an *Potamogeton densus* die Wirkung erhöhter Drücke auf die Verzweigung studiert. Es ergaben sich dabei recht komplizierte Verhältnisse. Jede Blattachsel hat eine Achselknospe, die selbst unter dem Binokular nur als kleiner, dunkelgrüner Höcker zu erkennen ist. Solche Achselknospen können aber normalerweise nicht zu Seitensprossen heranwachsen. Wachstumsfähig sind nur Seitensproßknospen, die schon in der Gipfelknospe des Hauptsprosses normale Vegetationspunkte gebildet haben. Diese Seitensproßknospen sind in ziemlich unregelmäßigen Abständen über die Länge des Hauptsprosses verteilt; durchschnittlich findet sich in der Blattachsel jedes fünften Blattpaares eine solche Knospe. Ist die Gipfelknospe vorhanden, so werden auch die wachstumsfähigen Achselknospen in ihrer Entwicklung korrelativ gehemmt; so findet man bis zu einer Entfernung von rund 20 cm vom Vegetationspunkt nur selten Knospen, die länger als 5 mm sind. Wird die Hemmwirkung des Hauptsproßvegetationspunktes durch Dekapitieren aufgehoben, so können die Knospen zu Seitensprossen heranwachsen. Zur Untersuchung der Druckwirkung auf das Seitensproßwachstum wurde stets mit dekapitierten Sproßstücken gearbeitet.

Beim Studium der Wirkung erhöhter Drücke auf die Seitensprosse wurde als Maßeinheit nicht die *Zunahme der Blattzahl* gewählt, sondern der *Längenzuwachs*. Es wird sich noch erweisen, daß man dieses Maß nicht einfach mit dem Maß der Blattneubildung gleichsetzen darf, und es ist klar, daß die Zunahme an Blättern eine besser vergleichbare Maßeinheit für die Differenzierung von Seitensprossen wäre. Die Blattzählmethode wurde aber in diesem Fall deswegen aufgegeben, weil die Seitensprosse sehr zart sind und die Blätter in der Gipfelknospe so dicht stehen, daß eine genaue Zählung der Blätter wegen des Verklebens der dünnen, feuchten Blätter zumeist ziemlich ungenau bleibt. Man kann jedoch auch aus dem Längenwachstum recht gute Rückschlüsse auf die Differenzierung der Seitensprosse ziehen.

Mißt man während des Sommers, also zur Blütezeit, den Zuwachs der Seitensproßknospen, so erhält man, wenn dieser gegen die Zeit aufgetragen wird, eine Kurve, die zunächst geradlinig ansteigt, dann bei einer Länge der Seitensprosse von etwa 10—12 cm umknickt und schließlich abszissenparallel wird, wenn der Seitensproß eine Blüte bildet und damit das Wachstum einstellt. Die Versuche im Sommer konzentrierten sich nur auf das geradlinig ansteigende Kurvenstück. Sie wurden in folgender Weise durchgeführt: dekapitierte Hauptsprosse von 10 Internodien Länge wurden in der anfangs beschriebenen Weise in das Versuchsgefäß eingesetzt. Nach 6 Tagen wurde der Druck aufgehoben; die Pflanzen kamen nunmehr zur Weiterkultur in eigene Gläser. In Abständen von jeweils einigen Tagen erfolgten Messungen des Seitensproßwachstums. Der erste Versuch dieser Art wurde Ende Juli 1955

angesetzt. Die Kontrollen ergaben, wie beschrieben, eine Gerade. Bei 0,5 atü konnte kein statistisch gesicherter Unterschied gegenüber den Kontrollwerten beobachtet werden. Anders verlief der Versuch bei 1 und 2 atü. Nach den 6 Tagen, die der Druck auf die Pflanzen einwirkte, zeigte sich bei den „Druckpflanzen" eine erhebliche Entwicklungshemmung. Die Knospen hatten praktisch überhaupt keine neuen Blätter entfaltet (was in diesem jungen Zustand noch eindeutig festgestellt werden konnte) und waren nur sehr wenig gewachsen. Ein kleiner Teil der Seitenknospen war in der Weise abgestorben, wie es für Gipfelknospen bereits beschrieben wurde. Ein anderer Teil der Knospen erholte sich rasch, wuchs kräftig und überflügelte bald die Kontrollen. Etwa 3 Wochen nach Entfernen des Druckes bildeten die meisten dieser Seitensprosse normale Blüten, sie hatten also offenbar die Druckbehandlung ohne länger anhaltenden Schaden überstanden. Es ist aber nicht so, daß diese Seitensprosse von den Kontrollen nicht zu unterscheiden gewesen wären. Es muß hier bereits vorweggenommen werden (dieses Ergebnis wird ausführlich in einem eigenen Kapitel behandelt), daß der erhöhte Druck das Streckungswachstum der Internodien stark fördert. Dies ist auch für Nachwirkungen der Fall (Abb. 8). Man sieht deutlich bei der „Druckpflanze" (b) die langen Internodien; auf eine gegebene Seitensproßlänge kamen also viel weniger Blätter als bei den Kontrollen (a). Diese Erscheinung glich sich mit der Zeit aus und zu Versuchsende waren die Kontrollen und die meisten Druckpflanzen nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Noch extremer äußerte sich diese Erscheinung im November (Abb. 9). Die übrigen Seitensprosse waren 12 Tage nach Entfernen des Druckes noch nahezu ebenso klein wie am Tage des Einsatzes. Zu diesem Zeitpunkt mußte der Versuch abgebrochen werden, weil die unteren Blätter der Pflanzen abzusterben begannen. Es kann nicht eindeutig gesagt werden, ob diese klein gebliebenen Seitenknospen so stark geschädigt waren, daß sie sich nicht mehr weiterentwickeln

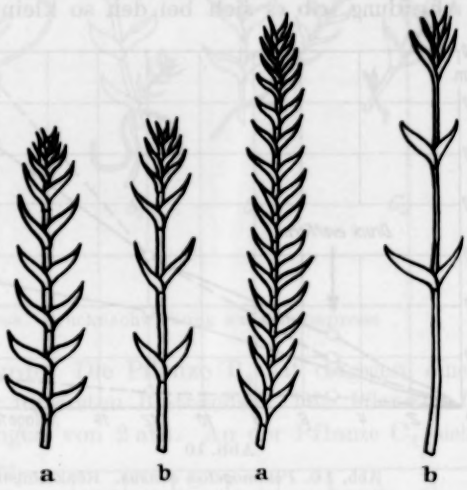


Abb. 8

Abb. 9

Abb. 8 a u. b. *Potamogeton densus*. Internodienstreckung als Drucknachwirkung bei Seitensprossen (August)

Abb. 9 a u. b. *Potamogeton densus*. Internodienstreckung als Drucknachwirkung bei Seitensprossen (November)

konnten, oder ob sie nur mehr Zeit brauchten um sich zu erholen und schließlich, wenn man die Versuchszeit genügend lang hätte wählen können, doch noch gewachsen wären. Abb. 10 zeigt die Reaktionsbreite des Seitensproßwachstums bei 0 und 1 atü. Zu dieser Darstellung wurden für beide Druckstufen jeweils *die* beiden Pflanzen ausgesucht, deren Wachstumskurven am weitesten auseinanderlagen. Für 0 atü zeigt sich die in den Wachstumsversuchen normale Streuung; bei 1 atü liegen die beiden Extremkurven bereits erheblich weiter auseinander. Bei der Entscheidung, ob es sich bei den so klein gebliebenen Seitensprossen um eine reversible oder eine irreversible Wachstumshemmung handelt, spricht für die erste Annahme, daß es immerhin einige Übergangsformen gibt, denn die Kurven dieser Seitensprosse lie-

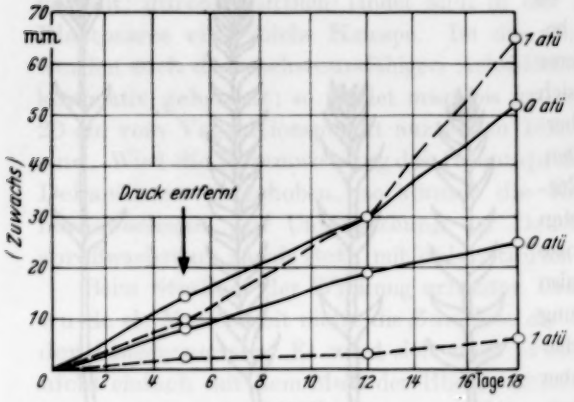


Abb. 10

Abb. 11

Abb. 10. *Potamogeton densus.* Reaktionsbreite des Seitensproßwachstums

Abb. 11. *Potamogeton densus.* Zwei degenerierte Seitensprosse 12 Tage nach Aufhören einer 6tägigen Druckeinwirkung von 1 atü

gen etwa in der Mitte zwischen den beiden Extremkurven; man muß also eine verschieden lange Erholungszeit annehmen. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß die sehr stark gehemmten Knospen im Schnitt einen normal anmutenden Vegetationspunkt zeigen. Unter Kontrollbedingungen wird am Grunde jedes Seitensprosses ein Ausläufer gebildet, auf dem neue Triebe wachsen (Abb. 12, Pflanze A). Der Ausläufer und der erste Ausläufertrieb werden schon sehr früh angelegt. Gegen die Vermutung, es handle sich um eine reversible Hemmung, spricht allerdings die Erscheinung, daß unter den stark gehemmten Seitensprossen Formen vorkommen, die man durchaus als Degenerationserscheinungen ansprechen muß (Abb. 11). Vielleicht hätte sich ein Teil der stark gehemmten Seitensprosse bei längerer Versuchsdauer doch noch erholt, aber zumindest jene, die schon äußerlich sichtbare Degenerationserscheinungen aufwiesen, dürften bereits irreversibel geschädigt gewesen sein. Abb. 12 zeigt die Wirkung auf die Seitensprosse: die Pflanze A ist eine Kontrollpflanze. Man sieht einen normalen Seitensproß und einen langen Ausläufer, an dem sich 2 neue Triebe gebildet haben. Die Pflanzen B_1 und B_2 zeigen die Nachwirkungen

von 1 atü. Die Pflanze B_1 hat einen langen Seitensproß gebildet; der Ausläufer ist in diesem Fall kurz, aber man sieht den jungen Trieb, der

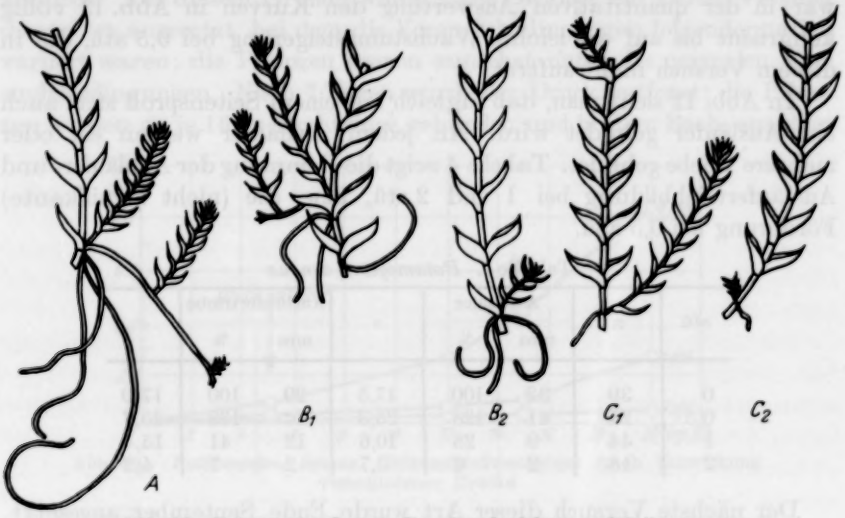


Abb. 12. *Potamogeton densus.* Drucknachwirkung auf Seitensprosse

an dem Ausläufer gebildet wurde. Die Pflanze B_2 hat dagegen einen gehemmten Seitentrieb in der untersten Blattachsel. Die Pflanzen C_1 und C_2 zeigen die Nachwirkungen von 2 atü. An der Pflanze C_1 sieht man, daß auch an der gleichen Pflanze ein intakter (in der untersten Blattachsel) und ein gehemmter Seitensproß (in der obersten Blattachsel) auftreten kann. An dieser Pflanze bemerkt man, daß der Seitensproß normal gewachsen, der Ausläufer aber gehemmt ist. In dieser Weise reagierte keine der Kontrollpflanzen. Die Pflanze C_2 zeigt wieder einen gehemmten Seitensproß. Die Tatsache, daß an der gleichen Pflanze gehemmte und gut erholungsfähige Seitensprosse vorkommen können, dürfte den Einwand ausschalten, daß es sich bei den Versuchspflanzen um inhomogenes Material gehandelt habe. Die Kurven in Abb. 13 geben die quantitative Auswertung dieses Versuches wieder. Die Kurvenpunkte entsprechen den Zuwachsmittelwerten aller Seitensprosse (außer

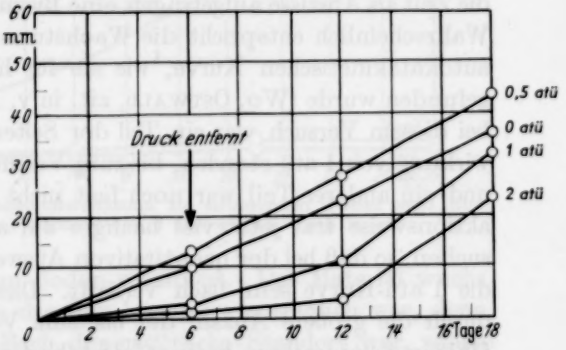


Abb. 13. *Potamogeton densus.* Seitensproßwachstum nach Einwirkung verschiedener Drücke 0 atü: $n = 42$; 0,5 atü: $n = 26$; 1 atü: $n = 43$; 2 atü: $n = 18$

den abgestorbenen) bei den einzelnen Druckstufen. Eine zweite Versuchsserie, unmittelbar nach Abschluß des ersten Versuchs angesetzt, war in der quantitativen Auswertung den Kurven in Abb. 13 völlig kongruent bis auf die leichte Wachstumssteigerung bei 0,5 atü, die in diesem Versuch nicht auftrat.

In Abb. 12 sieht man, daß zugleich mit einem Seitensproß stets auch ein Ausläufer gebildet wird. An jedem Ausläufer werden ein oder mehrere Triebe gebildet. Tabelle 4 zeigt die Hemmung der Ausläufer- und Ausläufertriebbildung bei 1 und 2 atü, bzw. die (nicht signifikante) Förderung bei 0,5 atü.

Tabelle 4. *Potamogeton densus*

atü	n	Ausläufer		σ	Ausläufertriebe		σ
		mm	%		mm	%	
0	39	32	100	17,5	29	100	17,0
0,5	24	41	128	25,3	40	138	25,7
1	44	9	28	10,6	12	41	15,4
2	18	2	6	3,7	2	7	4,2

Der nächste Versuch dieser Art wurde Ende September angesetzt. Ein großer Teil der Pflanzen blühte dann nicht mehr. Das Wachstum vegetativer Sprosse ist nicht einfach proportional der Zeit, sondern die Wachstumsgeschwindigkeit steigert sich mit zunehmender Größe der Pflanzen; die Zuwachskurve ist also keine Gerade, sondern zeigt gegen die Zeit als Abszisse aufgetragen, eine Biegung nach oben (Abb. 14, 0 atü). Wahrscheinlich entspricht die Wachstumsreaktion in diesem Fall einer autokatakinetischen Kurve, wie sie für höhere grüne Pflanzen häufig gefunden wurde (Wo. OSTWALD, zit. in v. BERTALANFFY, S. 309). Auch bei diesem Versuch war ein Teil der Seitensprosse, die unter der Nachwirkung von 1 atü standen, bis zum Versuchsende schon sehr gut erholt und ein anderer Teil war noch fast nicht gewachsen. Die letztere Reaktionsweise trat jetzt viel häufiger auf als in den beiden ersten Versuchen, so daß bei der quantitativen Auswertung des Versuchs (Abb. 14) die 1 atü-Kurve sehr flach verläuft. Dieser Verlauf wurde nicht nur durch die größere Anzahl der bis zum Versuchsende nicht erholungsfähigen Seitensprosse bedingt. Der besterholte 1 atü-Seitensproß steht in seiner Länge zu Versuchsende weit hinter der Kontrolle zurück, ja sogar hinter der Mittelwertskurve der Kontrollsprosse. Von den 2 atü-Seitensprossen hatte sich bei Versuchsende noch kein einziger von den Nachwirkungen des Druckes erholt. Nach diesen Versuchen kann also noch nicht gesagt werden, ob alle Seitensprosse nach Druckeinwirkung von 6 Tagen erholungsfähig sind oder ob vielleicht ein Teil von ihnen irreversibel geschädigt wird. Die Versuchsdauer mußte so kurz gewählt werden, da die Pflanzen gegen Versuchsende bereits abzusterben

begannen. Dies mag erklären, warum die Seitensprosse nicht austreiben konnten. Aus diesem Grunde wurde Ende Oktober ein vierter Versuch dieser Art angesetzt, bei dem die Versuchsbedingungen folgendermaßen variiert waren: die Pflanzen kamen zunächst unter die normalen Versuchsbedingungen. Nach 7 Tagen wurde der Druck entfernt; die Pflanzen wurden zu je 16 an Drahtringe gebunden und in dem Bach, aus dem

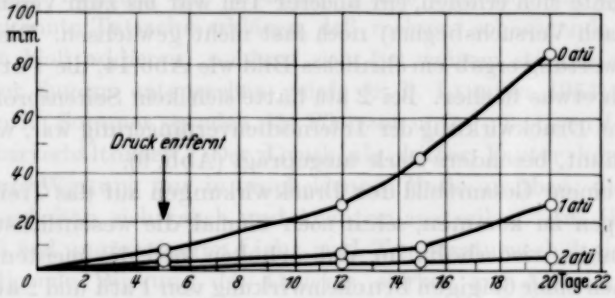


Abb. 14. *Potamogeton densus.* Seitensproßwachstum nach Einwirkung verschiedener Drücke

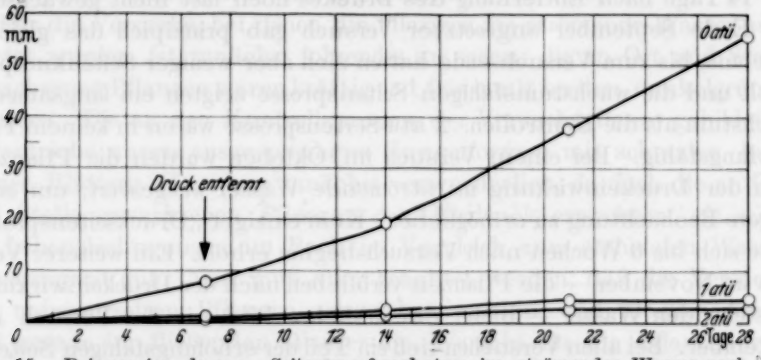


Abb. 15. *Potamogeton densus.* Seitensproßwachstum im strömenden Wasser nach Einwirkung verschiedener Drücke. 0 atü: $n = 40$, 1 atü: $n = 45$, 2 atü: $n = 23$

sie ursprünglich stammten, am Boden verankert. Das Material wuchs nun offenbar in einem Milieu, das ihm besonders zuträglich war, denn alle Pflanzen, für die dieser Bach der natürliche Standort war, sahen ganz besonders frisch und kräftig aus. Diese Versuchstechnik erwies sich auch tatsächlich als ein Fortschritt: die Pflanzen waren noch nach 6 Wochen gesund und grün. Das Erstaunliche am Ergebnis dieses Versuchs ist aber, daß nach diesen 6 Wochen noch kein einziger der „Druckseitensprosse" in nennenswertem Maße gewachsen war. Der höchste Zuwachswert bei 1 atü betrug 7 mm. In Abb. 15 sind die mittleren Zuwachswerte für jede Druckstufe aufgezeichnet. Nur die ersten 28 Tage des Versuchs wurden wiedergegeben, da sich in weiteren 3 Wochen der Zustand der „Druckseitensprosse" nicht mehr änderte. Nun war

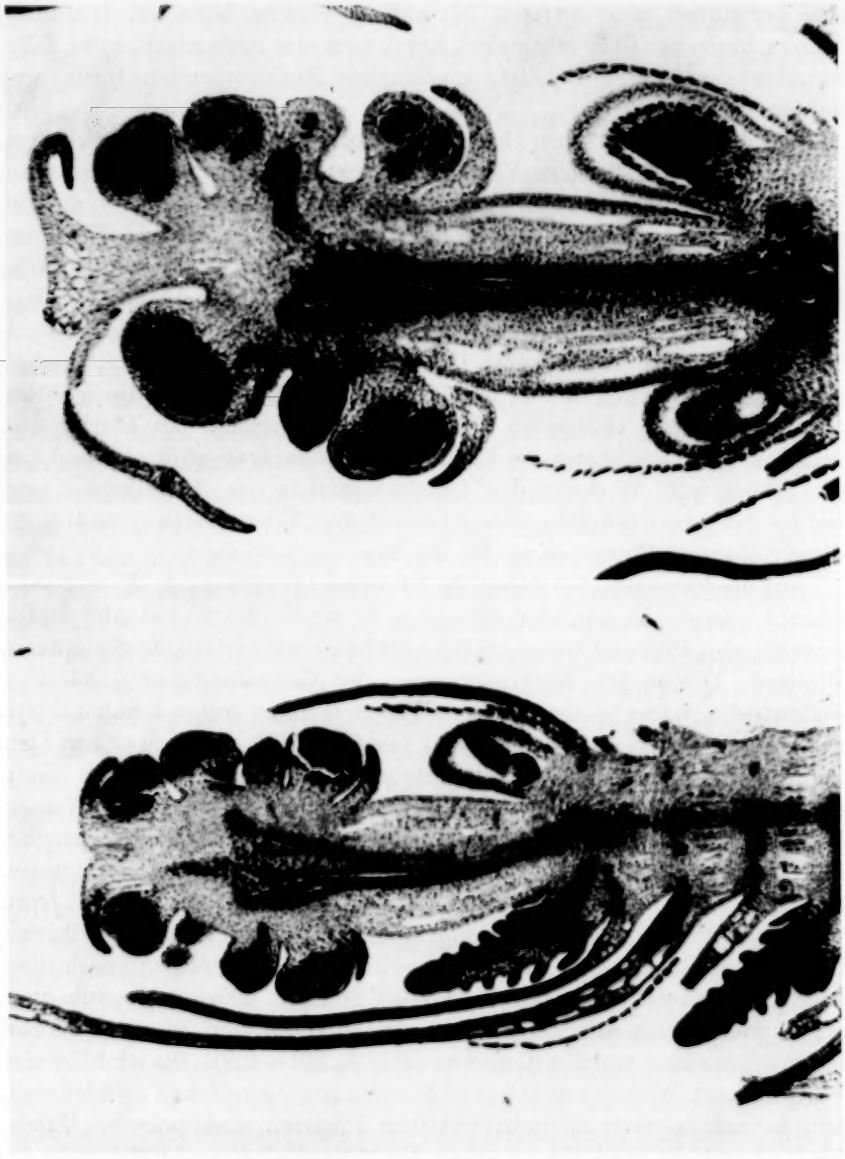
anzunehmen, daß in diesem Fall die Knospen vielleicht mehr geschädigt waren, weil sie nicht wie sonst 6, sondern 7 Tage unter Druck gestanden hatten. Deshalb wurde eine neue Versuchsserie angesetzt bei der die Hälfte der Pflanzen nach 6, die andere Hälfte nach 7 Tagen ohne Überdruck im stehenden Wasser weitergezogen wurden. Gleichgültig, ob der Druck 6 oder 7 Tage eingewirkt hatte, ein Teil der 1 atü-Seitensprosse konnte sich erholen, ein anderer Teil war bis zum Versuchsende (20 Tage nach Versuchsbeginn) noch fast nicht gewachsen. Die quantitative Auswertung ergab ein ähnliches Bild wie Abb. 14, die 1 atü-Kurve verlief noch etwas flacher. Bei 2 atü hatte sich kein Seitensproß erholt. Die typische Druckwirkung der Internodienverlängerung war, wie schon früher erwähnt, besonders stark ausgeprägt (Abb. 9).

Um zu einem Gesamtbild der Druckwirkungen auf das Treiben von Seitenknospen zu kommen, seien noch einmal die wesentlichsten Versuchsergebnisse wiederholt: Im Juli erholten sich die meisten Seitenknospen nach einer 6tägigen Druckeinwirkung von 1 atü und 2 atü rasch, sie konnten austreiben und wuchsen kräftig. Ein Teil der Seitenknospen war 14 Tage nach Entfernung des Druckes noch fast nicht gewachsen. Ein Ende September angesetzter Versuch gab prinzipiell das gleiche Ergebnis, bis zum Versuchsende hatten sich aber weniger Seitenknospen erholt und die wachstumsfähigen Seitensprosse zeigten ein langsameres Wachstum als die Kontrollen. 2 atü-Seitensprosse waren in keinem Fall erholungsfähig. Bei einem Versuch im Oktober wurden die Pflanzen nach der Druckeinwirkung ins strömende Wasser ausgesetzt, um eine längere Beobachtung zu ermöglichen. Kein einziger „Druckseitensproß" hatte sich bis 6 Wochen nach Versuchsbeginn erholt. Ein weiterer Versuch im November — die Pflanzen verblieben nach der Druckeinwirkung im stehenden Wasser — bietet ein ähnliches Bild wie der Versuch im September. Bei allen Versuchen ließ ein Teil der erholungsfähigen Seitensprosse Degenerationserscheinungen erkennen. Bei den erholungsfähigen Seitensprossen zeigt sich als typische Druckwirkung eine Internodienverlängerung; sie ist im Herbst stärker ausgeprägt als im Sommer. Will man die Ursachen der verschiedenen Reaktionsweisen — (1) innerhalb einer Versuchsserie, (2) zu verschiedenen Jahreszeiten — herausfinden, so ist für (1) zunächst festzustellen, daß wohl zumindest *jene* Seitensprosse irreversibel geschädigt sind, die schon äußerlich sichtbare Degenerationserscheinungen aufweisen. Als Ursache für die Schädigung könnte man vielleicht wieder, ähnlich wie bei den Blättern, an einen „kritischen Entwicklungszustand" denken. Diese Theorie ist unwahrscheinlich, denn es läßt sich aus der Größe der Knospen nicht vorhersagen, ob die Knospe austreiben wird oder nicht. Bei den Versuchen wurden Knospen verwendet, die ohne Entfernen des Tragblattes nicht sichtbar waren bis zu Knospen von 5 mm Länge. Keine Größenklasse

war gegenüber einer anderen bevorzugt. Welche Ursachen für diese Unterschiede verantwortlich sind, kann man also noch nicht sagen, falls es überhaupt berechtigt ist, qualitative Reaktionsunterschiede anzunehmen.

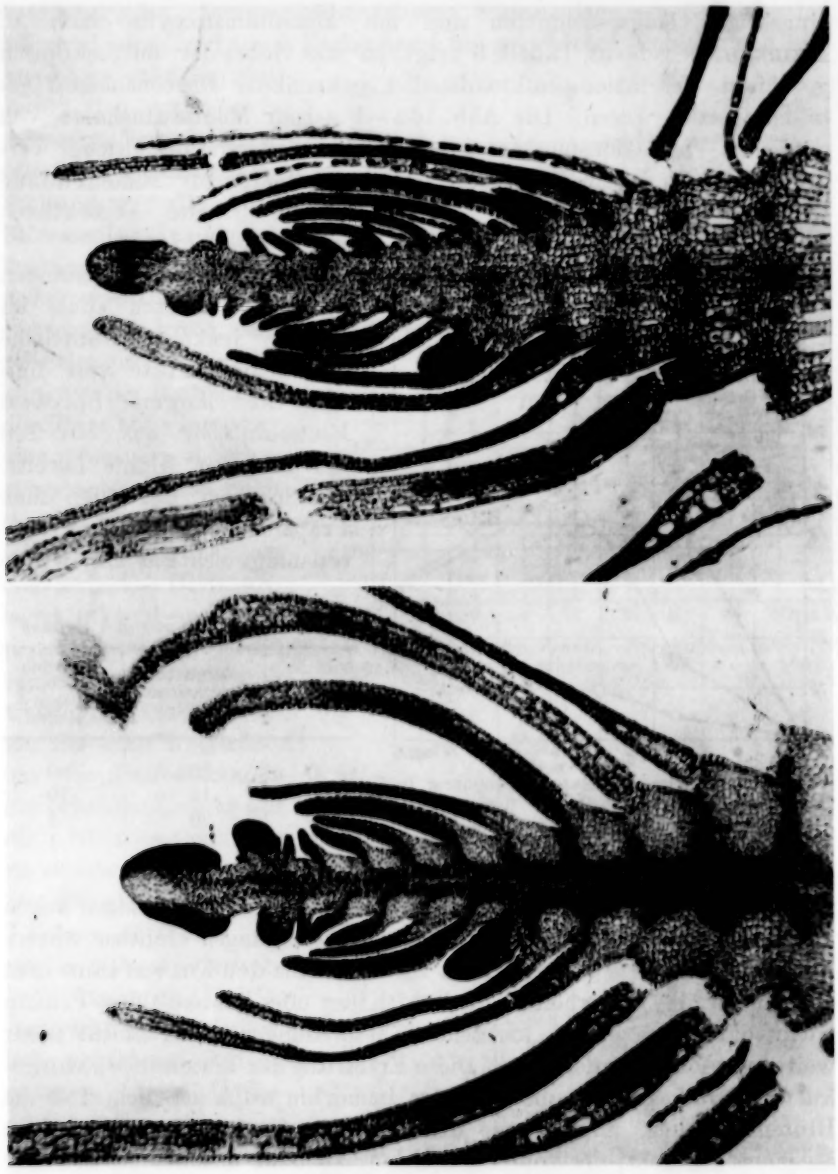
Für die jahreszeitlichen Unterschiede und die Unterschiede zwischen stehendem und fließendem Wasser ist es wohl weniger spekulativ, eine hypothetische Deutung zu versuchen. Diese Unterschiede könnte die bereits bekannte Tatsache erklären, daß mehrere schädigende Einflüsse sich nicht bloß addieren, sondern sich bei weitem stärker auswirken als es ihrer Summe entsprechen würde (z. B. LIBBERT 1954). Bei den Versuchen im Sommer standen die Pflanzen unter günstigen Licht- und Temperaturverhältnissen. Der Druck als dritter Faktor konnte seine schädigende Wirkung nur in bescheidenem Maße ausüben: die meisten Knospen erholten sich rasch und konnten austreiben. Im Herbst dagegen, bei viel ungünstigeren Licht- und Temperaturverhältnissen, kam die schädigende Wirkung des Druckes stärker zur Auswirkung: nur wenige Knospen erholten sich während der Versuchsdauer und auch diese nicht so vollkommen wie bei den Sommerversuchen.

Für die Versuche, bei denen die Pflanzen ins strömende Wasser ausgesetzt wurden, ist zunächst folgendes zu sagen: die an Ort und Stelle gewachsenen Pflanzen waren kräftig und frisch mit breiten, dunkelgrünen Blättern. Die an den Kontrollsprossen der Versuchspflanze gebildeten Seitentriebe waren ausgesprochene Hungerformen mit schmalen, hellgrünen Blättern. Dies war zunächst verwunderlich, da doch die an Ort und Stelle gewachsenen Pflanzen den Eindruck erweckten, als seien die Lebensbedingungen im Bach im Vergleich zum stehenden Wasser hervorragend gut. Nun muß aber beachtet werden, daß die Versuche mit unbewurzelten Pflanzen ausgeführt wurden, und möglicherweise sind gerade im fließenden Wasser die Wurzeln für die Pflanzen von besonders wichtiger ernährungsphysiologischer Bedeutung. Vielleicht hat nur die Pflanze mit im Boden verankerten Wurzeln im rasch fließenden Bach relativ günstige Lebensbedingungen. Die schädigende, vor allem wachstumshemmende Wirkung rasch fließenden Wassers konnte mehrfach erwiesen werden (GESSNER 1955, S. 301—308). Die schädigende Wirkung von Wasser mit hoher Strömungsgeschwindigkeit scheint sich nun besonders stark an unbewurzelten Pflanzen auszuprägen. Durch diese zusätzliche Schädigung waren die „Druckpflanzen" nicht mehr in der Lage, den bereits vorher durch den Druck verursachten Schaden auszugleichen, und die „Druckknospen" konnten in keinem Fall austreiben. Zweifellos spielt in diesem Zusammenhang auch die Temperatur eine wichtige Rolle: das Bachwasser hatte Temperaturen von 4—6° C, während im Laboratorium zu dieser Jahreszeit eine Durchschnittstemperatur von 15° C herrschte.



c) Wirkungen erhöhter Drücke auf die Blütenbildung.

Anfang März 1955 wurde bei einer Lufttemperatur von —5° C Pflanzenmaterial von *Potamogeton densus* aus einem Bach eingeholt, um die Wirkung der erhöhten Drücke auf die Vegetationspunkte zu studieren. Das Material wurde in der üblichen Weise behandelt. Nach 10 Tagen wurden die Pflanzen aus den Druckgefäßen entnommen und die Vegetations-



d 2 atü

c 1 atü

Abb. 16a—d. *Potamogeton densus*

punkte unter dem Binokular aus der Gipfelknospe herauspräpariert. Bei den Vergleichssprossen zeigte sich, daß durch die Umweltänderung, wohl vorallem durch die Temperaturerhöhung im Gewächshaus, die Vegetationspunkte in die reproduktive Phase übergegangen waren. Daraufhin wurden alle Vegetationspunkte mit Juelschem Gemisch (100 Teile 70%iger Alkohol, 2 Teile Zinkchlorid, 2 Teile Eisessig) fixiert, in Paraffin

eingebettet, längsgeschnitten und mit Eisenhämatoxylin nach M. HEIDENHAIN gefärbt. Tabelle 5 zeigt, an wie vielen der mikroskopisch geprüften Vegetationspunkte deutlich erkennbare Blütenanlagen gebildet worden waren. Die Abb. 16a—d zeigen Mikroaufnahmen von typischen Vegetationspunkten aus dieser Versuchsserie bei gleicher Vergrößerung. In jedem Fall wurde der am weitesten zur Blütenbildung fortgeschrittene Vegetationspunkt abgebildet.

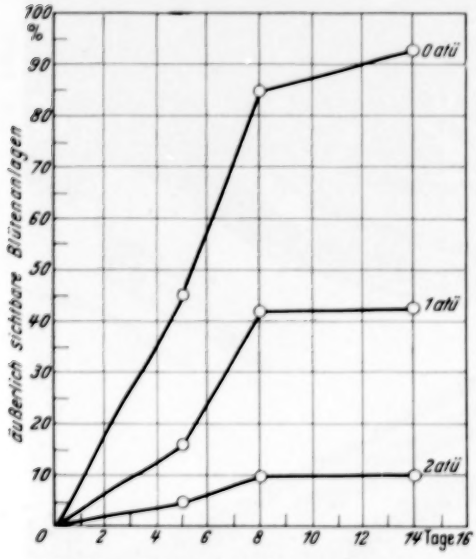


Abb. 17. *Potamogeton densus.* Hemmung der Blütenentwicklung unter Druck. 0 atü: $n = 40$, 1 atü: $n = 40$, 2 atü: $n = 20$. P (nach KOLLER ermittelt) für beide Differenzen $< 0{,}0027$

Innerhalb der nächsten 2 Monate bildeten auch im Freien praktisch sämtliche Vegetationspunkte von hinreichend langen Sprossen Blütenanlagen aus, ein Teil der Pflanzen blühte bereits. Mit Sprossen, bei denen ohne Präparation noch keine Blütenanlage sichtbar war, wurde

Tabelle 5. *Potamogeton densus*

atü	Geprüfte Vegetationspunkte	Deutlich sichtbare Blütenanlagen
0	20	20
0,5	15	10
1	20	4
2	10	1

in üblicher Weise ein Versuch angesetzt. In Abständen von einigen Tagen wurde kontrolliert, ob schon äußerlich Blütenanlagen sichtbar waren. Das Ergebnis dieses Versuchs zeigt Abb. 17. Aus den Kurven kann man entnehmen, daß der erhöhte Druck auch hier offenbar nach dem Prinzip wirkt, daß ein gewisser „kritischer Entwicklungszustand" nicht mehr weiterentwickelt werden kann. Diese Erklärung der Blütenentwicklungskurve ist naheliegend, aber es wäre immerhin auch möglich, daß die Blütenhemmung, ähnlich wie die Seitensproßhemmung, über einen Mechanismus geht, der vom Entwicklungszustand unabhängig ist. Für die Blüten ist allerdings die Hypothese des „kritischen Entwicklungszustandes" wahrscheinlicher: der Vegetationspunkt eines Seitensprosses ändert (von einer etwaigen Blütenbildung abgesehen) sein Aussehen und seine Funktion nicht wesentlich. Schon deshalb kann man sich bei Seitenknospen gut vorstellen, daß ein äußerer Eingriff, der eine Wachstumshemmung verursacht, vom Entwicklungszustand weitgehend

unabhängig ist. Demgegenüber ist eine Blütenanlage ein Gebilde, das während seiner auf einen Endzustand hin gerichteten Entwicklung sein Aussehen ständig ändert. Man kann sich gut vorstellen, daß eine entwicklungshemmende Schädigung, die eine Blütenanlage im jungen Zustand trifft, nicht mehr normal ausgeglichen werden kann, daß aber der gleiche Eingriff kurz vor der Entfaltung der Blüte nur einen vorübergehenden Schaden verursacht. Es sei noch einmal betont, daß jeweils der Zeitpunkt, zu dem äußerlich Blütenanlagen erkennbar waren, positiv bewertet wurde.

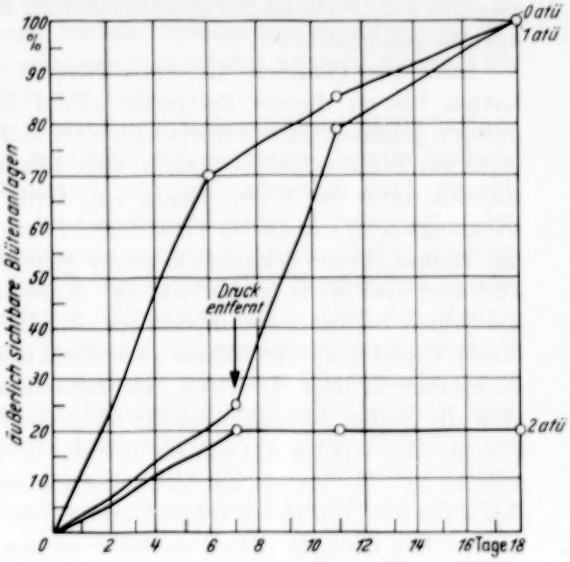


Abb. 18. *Potamogeton densus.* Nachwirkung erhöhter Drücke auf die Blütenentwicklung. 0 atü: $n = 20$, 1 atü: $n = 20$, 2 atü: $n = 10$

Ein zweiter Versuch wurde mit vergleichbaren Sprossen angesetzt, um die *Nachwirkungen* der erhöhten Drücke auf die Blütenentwicklung zu studieren (Abb. 18). Der Druck wurde nach 7 Tagen entfernt. Es zeigte sich eine erhebliche Hemmung in der Entwicklung der äußerlich sichtbaren Blütenanlagen. Der Unterschied zwischen 1 und 2 atü ist nicht signifikant. Die Pflanzen wurden nun ohne Druck in eigenen Gefäßen weitergezogen. Nach 18 Tagen seit dem Versuchsbeginn hatten sämtliche Kontrollen nicht nur äußerlich sichtbare Blütenanlagen gebildet, sondern fast alle besaßen voll entwickelte Früchte, einige blühten oder begannen zu fruchten. In Abb. 19a sieht man den

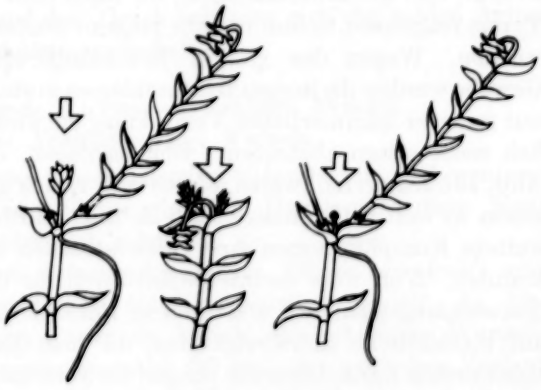


Abb. 19a—c. *Potamogeton densus.* Blüten- und Seitensproßentwicklung. a Kontrollen, b 1 atü, erste Möglichkeit, c 1 atü, zweite Möglichkeit

typischen Entwicklungszustand der Kontrollen nach 18tägiger Versuchsdauer. Ein Pfeil zeigt jeweils die Stelle des ursprünglichen Vegetationspunktes an. Stets ist nur *einer* der beiden am Gipfel gebildeten Seitensprosse gezeichnet.

Auch alle Pflanzen, die unter Nachwirkungen von 1 atü standen, hatten bis zu diesem Zeitpunkt schon äußerlich sichtbare Blütenanlagen gebildet; diese Knospen konnten sich aber in den meisten Fällen nicht zur Blüte entfalten. Die in Abb. 19b und c gezeichneten Pflanzen standen unter der Nachwirkung von 1 atü. Abb. 19c zeigt eine Entwicklungsform, wie sie bei 16 von 20 Pflanzen in Erscheinung trat. Die am ursprünglichen Vegetationspunkt gebildete Blütenanlage blieb verkümmert und starb häufig bald ab. Normal und kräftig wuchsen aber die beiden Seitensprosse in den obersten Blattachseln und bildeten an ihrem Gipfel normale Blüten. Die Reaktionsweise der übrigen 4 Versuchspflanzen zeigt Abb. 19b. Die Blüte konnte sich normal entfalten, aber die beiden Seitensprosse der obersten Blattachsel erwiesen sich in gleicher Weise gehemmt wie ein Teil der normalen Seitensprosse (s. Abschnitt b). Sie waren bis Versuchsende nicht mehr wachstumsfähig. Bei Pflanzen, die die Nachwirkungen von 2 atü zeigten, konnten in keinem Fall normale Blüten entfaltet werden.

Wenn man für diese merkwürdigen Verhältnisse eine Erklärung sucht, so liegt eine solche für die Blüten ziemlich nahe. Es dürfte wohl so sein, daß die Blütenanlagen, die nach dem in Abb. 19c dargestellten Typus reagierten, schon in sehr jungem Zustand dem Druck ausgesetzt wurden. Wegen der großen Druckempfindlichkeit meristematischer Gewebe wurden die jungen Blütenanlagen so stark geschädigt, daß sie sich nur zu einer kümmerlichen Verdickung entwickeln konnten und schließlich nicht selten abstarben. Blütenanlagen, die nach dem Typus der Abb. 19b reagierten, waren, als sie vom Druck getroffen wurden, offenbar schon so weit differenziert, daß sie nach Aufhebung des Druckes ohne weitere Komplikationen ihre Stiele strecken und die Blüten entfalten konnten. Nun wäre es interessant auch für die Blüte den „kritischen Entwicklungszustand" erkennen zu können. Dies stößt zunächst noch auf methodische Schwierigkeiten, da man ja die Gipfelknospe nicht untersuchen kann, ohne die jungen Gewebe zu verletzen.

An den obersten Seitensprossen wurde, wie bereits erwähnt, eine ähnlich verschiedenartige Reaktionsweise wie an den normalen Seitensprossen gefunden. Diese Tatsache ist mit den bis jetzt vorhandenen Daten theoretisch noch nicht zu deuten. Wegen der geringen Pflanzenzahl, mit der gearbeitet werden mußte, kann auch noch nicht entschieden werden, ob eine Korrelation zwischen Blüten und obersten Seitensprossen besteht in der Art, daß nach Druckeinwirkungen entweder die Blüte voll ausgebildet wird und dann die Seitensprosse

verkümmern oder umgekehrt. Bei einer kurze Zeit später vorgenommenen Wiederholung des Versuchs kamen auch bei den Kontrollen die Blütenknospen nicht mehr so rasch und regelmäßig zum Blühen wie bisher, so daß brauchbare Vergleichswerte fehlten. Nachhaltige Schädigungen der Blüten und der oberen Seitensprosse zeigten sich auch in diesem Versuch etwa im selben Verhältnis wie vorher.

Die beiden Seitensprosse in den unmittelbar vor der Blüte befindlichen Blattachseln nehmen gegenüber den normalen, bereits betrachteten Seitensprossen morphologisch und wahrscheinlich auch physiologisch eine andere Stellung im Gesamtgefüge der Pflanze ein. Am Grunde der obersten Seitensprosse werden keine Ausläufer gebildet. Außerdem ersetzen diese beiden Seitensprosse den Hauptsproß physiologisch, indem sie die korrelative Hemmung, die vorher der Hauptsproß auf die Seitensprosse ausgeübt hatte, übernehmen. Deshalb bleiben auch bei blühenden Sprossen die normalen Blattachselknospen klein und können offenbar zunächst nicht zu normalen Seitensprossen heranwachsen. Im Gegensatz dazu scheinen normale Seitensprosse keine korrelative Hemmung aufeinander auszuüben. Nur wenn 2 Seitensprosse aus 2 unmittelbar übereinanderliegenden Blattachseln entspringen, scheint häufig einer von beiden, im Normalfalle jener, der schon vor dem Dekapitieren etwas größer war, eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit aufzuweisen als der andere; diese Erscheinung ist aber schwach ausgeprägt.

In ihren Reaktionen auf den Druck scheinen sich die beiden Arten von Seitensprossen sehr ähnlich zu verhalten.

d) Die hemmende Wirkung des erhöhten Druckes auf die Neubildung von Wurzeln.

Wurzellose Sprosse vieler Wasserpflanzen bilden bereits nach wenigen Tagen Adventivwurzeln aus. Unter erhöhtem Druck wird diese Neubildung von Wurzeln beträchtlich gehemmt.

Wurzellose Sprosse von *Potamogeton densus*, *Elodea canadensis* und *Ranunculus circinatus* wurden in üblicher Weise behandelt. In Abständen von einigen Tagen wurde die Anzahl der gebildeten Wurzeln gezählt bzw. ihre Länge gemessen. Abb. 20 zeigt den zeitlichen Verlauf der Wurzelbildung bei *Ranunculus circinatus*. Auf der Abszisse ist die Zeit in Tagen, auf der Ordinate die Anzahl der je Pflanze gebildeten Wurzeln aufgetragen. An den „Druckpflanzen" traten die ersten Wurzeln erst mit erheblicher Verspätung auf. Wie die Kurven zeigen, hat nach 6 Tagen jeder Kontrollsproß mindestens eine Wurzel ausgebildet, die Hälfte der Pflanzen besitzt sogar schon zwei, während zu dieser Zeit noch bei keiner der „Druckpflanzen" Wurzeln sichtbar sind. Nach 10 Tagen hat unter 1 atü fast jeder Sproß eine Wurzel gebildet,

während unter 2 atü selbst nach 19 Tagen erst an einem Fünftel der Pflanzen je eine Wurzel entstanden ist.

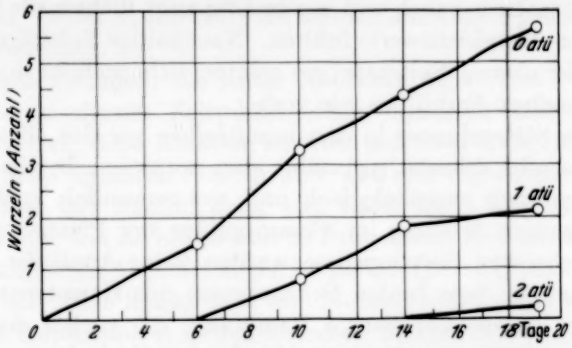


Abb. 20. *Ranunculus circinatus.* Anzahl der gebildeten Wurzeln bei verschiedenen Drücken.

0 atü: $n = 20$, $M = 5{,}7$, $\sigma = 1{,}7$ } $P < 0{,}001$
1 atü: $n = 20$, $M = 2{,}1$, $\sigma = 2{,}1$ }
2 atü: $n = 10$, $M = 0{,}2$, $\sigma = 1{,}3$ } $P < 0{,}001$

Die unter Druck gebildeten Pflanzen hatten in besonders starkem Maße jenes glasig durchscheinende Aussehen, wie es alle Pflanzengewebe zeigen, die unter höheren Drücken gestanden haben.

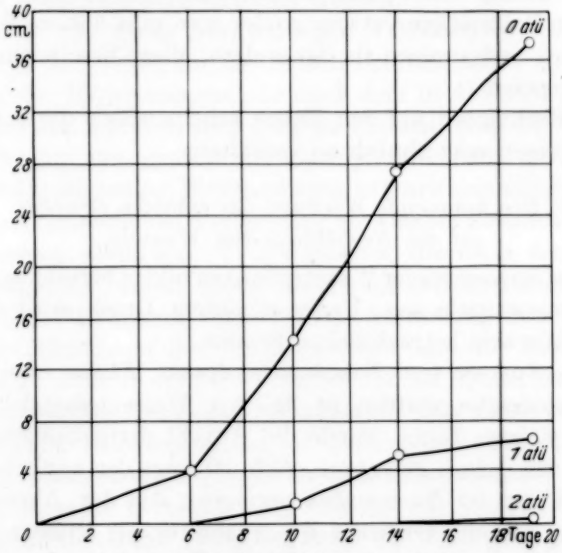


Abb. 21. *Ranunculus circinatus.* Durchschnittliche Gesamtlänge (in cm) aller je Pflanze gebildeten Wurzeln.

0 atü: $n = 20$, $M = 37{,}5$, $\sigma = 18$ } $P < 0{,}001$
1 atü: $n = 20$, $M = 6{,}4$, $\sigma = 9$ }
2 atü: $n = 10$, $M = 0{,}1$, $\sigma = 2{,}1$ } $P < 0{,}001$

In Abb. 21 ist der zeitliche Verlauf der je Pflanze gebildeten Gesamtwurzellänge aufgetragen. Die Ordinate gibt die Summe der Wurzellängen je Pflanze an. Hatte eine Pflanze z. B. 3 Wurzeln, von denen

eine 5 cm, eine 9 cm und eine 14 cm lang war, so ergab sich für diese Pflanze ein Gesamtwert von 28 cm.

Darüber, wie der Druck auf das Wachstum der einzelnen Wurzeln wirkt, kann an dieser Stelle noch nichts Endgültiges ausgesagt werden. Die Streuung ist beim Wurzelwachstum ziemlich groß, und durch die geringe Anzahl der Wurzeln und ihrer unter Druck verspäteten Neubildung ergeben sich methodische Schwierigkeiten. Vorversuche in dieser Richtung scheinen anzudeuten, daß das Wachstum der einzelnen Wurzeln nicht oder nur schwach gehemmt ist.

Auf die Zunahme der Gesamtwurzellänge je Pflanze von *Potamogeton densus* und *Elodea canadensis* wirkt der erhöhte Druck ebenfalls stark hemmend (Tabelle 6). Auch hier erweist sich *Elodea canadensis* wieder unempfindlicher als *Potamogeton densus*, jedoch zeigt *Elodea canadensis* auch schon bei 1 atü eine starke Hemmung der Wurzelbildung, während die Blätter bei 1 atü noch fast gar nicht auf den Druck reagiert hatten. Verschiedene Organe der gleichen Pflanze sprechen also auf den Druck verschieden stark an.

Tabelle 6. *Wurzellängen*

atü	*Elodea canadensis*			*Potamogeton densus*		
	n	*M* (mm)	σ	n	*M* (mm)	σ
0	20	115	22	34	97	15
1	20	57	12	32	11	7
2	10	4	1,4	16	1	1

Zahlreiche Wurzeln wurden mikroskopisch untersucht, um etwaige anatomische Veränderungen festzustellen. Ein Längsschnitt durch die Spitze einer unter 2 atü gewachsenen Wurzel zeigt bei 400facher Vergrößerung keinerlei Veränderung gegenüber den Kontrollen.

Die Abb. 22a (Kontrolle) und 22b (2 atü) zeigen Wurzelquerschnitte in 10 mm Entfernung von der Spitze. Zunächst fällt auf, daß im Präparat der „2 atü-Wurzel" die Zellen viel stärker geschrumpft sind als bei der Kontrolle. Diese Erscheinung wurde bei jeder der zahlreichen mikroskopischen Untersuchungen beobachtet: bei gleicher Fixierungsmethode schrumpften die unter Druck gewachsenen Organe stets weit mehr als die Kontrollen. Dies gilt vor allem für bereits differenzierte Gewebe; bei embryonalem Gewebe war der Effekt schwächer. Man könnte daraus mit aller Vorsicht die Vermutung ableiten, daß die Zellwände der unter Druck gebildeten Zellen andere Eigenschaften besitzen.

Auf den Abbildungen fällt weiter auf, daß die Intercellularen der unter Druck gewachsenen Pflanzen viel kleiner sind als bei den Kontrollen. Diese Erscheinung wurde an 5 Schnittpaaren gefunden; die Schnitte lagen in jedem Fall 10 mm hinter der Spitze.

Auch die *Nachwirkungen* des höheren Druckes auf die Wurzelbildung sind intensiv hemmend, doch können hierüber an dieser Stelle noch keine quantitativen Angaben gemacht werden. Die Tatsache als solche

ist deutlich in Abb. 12 (S. 247) zu erkennen, auf der Sprosse 12 Tage nach einer 6tägigen Druckeinwirkung dargestellt sind.

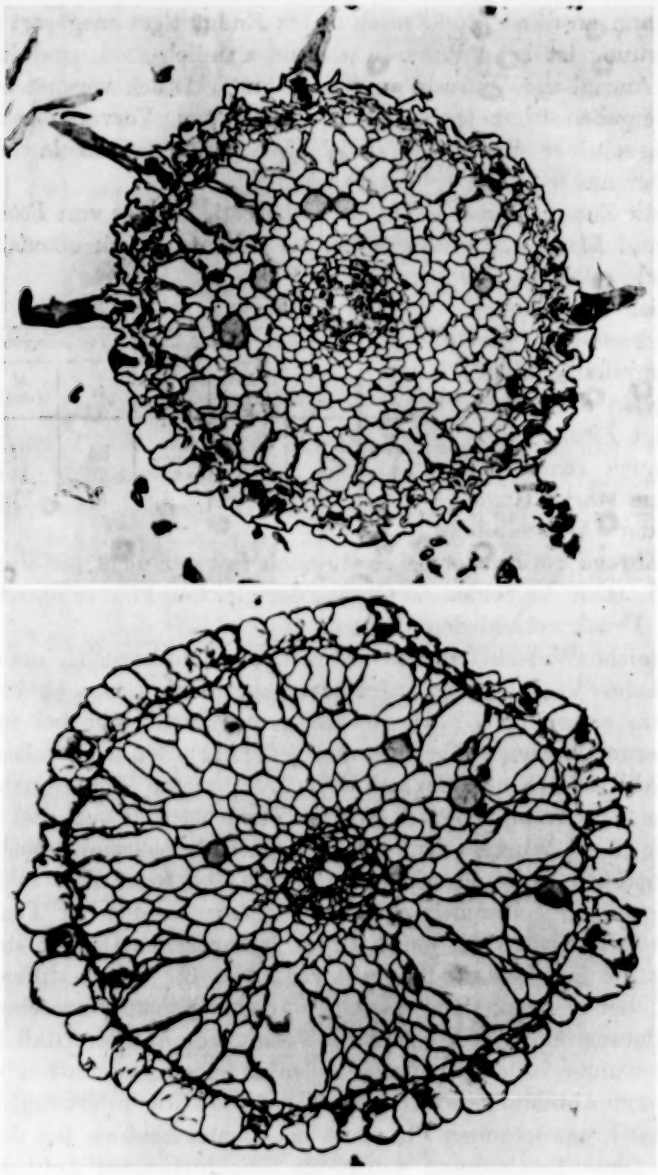


Abb. 22a u. b. *Potamogeton densus*. Querschnitte durch Adventivwurzeln, a unter 0 atü, b unter 2 atü gewachsen

Die Nachwirkungen sehr hoher kurz dauernder Drücke gehen in gleicher Richtung. Wie Abb. 7 (S. 243) zeigt, wurden in den 19 Tagen des Versuchs an den Pflanzen, auf die verschieden lange Zeit hohe Drücke eingewirkt hatten, praktisch keine Adventivwurzeln gebildet.

3. Wirkung erhöhter Drücke auf das Längenwachstum

Im Kapitel über die Wirkungen des Druckes auf die Verzweigung wurde bereits erwähnt, daß der erhöhte Druck eine Verlängerung der Internodien bewirkt. Hier hatte sich gezeigt, daß bei einem Versuch im Sommer (August) diese Erscheinung verhältnismäßig schwach, bei einem Versuch im Spätherbst (November) sehr stark ausgeprägt war. Diese Reaktionsweise ergab sich auch bei den Versuchen mit ganzen Sprossen. Zu dieser Zeit war mir noch nicht bekannt, daß erhöhte Drücke die

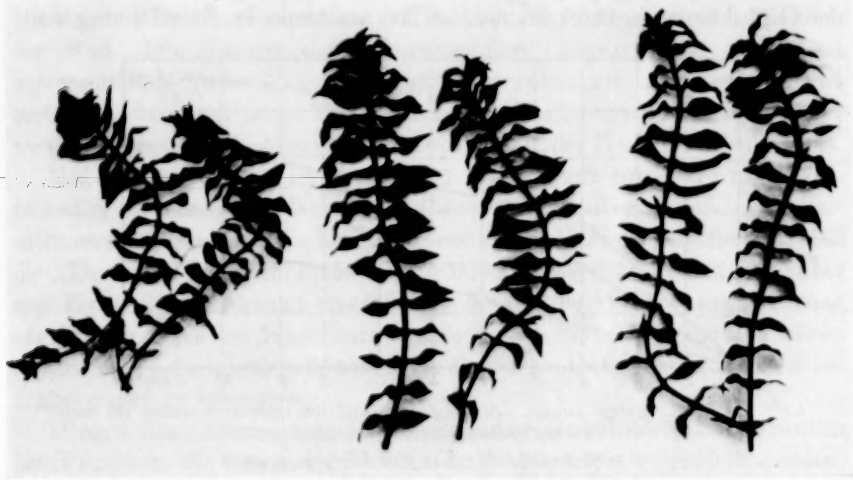


Abb. 23. *Potamogeton densus*. Sprosse nach 11tägiger Druckeinwirkung. Links Kontrollen, Mitte 1 atü, rechts 2 atü

Neubildung von Blättern und damit die Vermehrung der Internodien verhindern. So wurde, als Anfang September 1954 Versuche über das Längenwachstum von *Potamogeton*-Sprossen angestellt wurden, zunächst angenommen, daß der erhöhte Druck das Längenwachstum ganzer Sprosse hemmt. Die Versuche verliefen mit ähnlichen Ergebnissen, wie sie GESSNER 1952 bei seinen Versuchen mit *Hippuris vulgaris* erhielt. Bei einem Versuch im Juli zeigten die Kontrollen (32 Pflanzen) in 9 Tagen einen Zuwachs von 20 mm, die „1 atü-Sprosse" (30 Pflanzen) einen solchen von 14 mm, also 70% bezogen auf den Zuwachs der Kontrollen. Es handelte sich in diesem und in vielen anderen Versuchen um schwächere Hemmungen, die zumeist nicht signifikant waren. Im November schlugen die Wachstumshemmungen auf einmal in starke Wachstumsförderungen um. Abb. 23 zeigt 3 Sproßpaare von gleicher Anfangslänge, die 11 Tage unter verschiedenen Drücken kultiviert worden waren. Die beiden linken Pflanzen sind Kontrollen, die beiden mittleren waren unter 1 atü, die beiden rechten unter 2 atü gezogen. Es zeigt sich deutlich, daß die „Druckpflanzen" während der Versuchszeit stärker gewachsen sind als die Kontrollen. Vor allem sieht man, um wieviel

länger die Internodien im Vergleich zu denen der Kontrollen erscheinen. Das quantitative Ergebnis dieser Versuchsserie zeigt die Abb. 24. Bezogen auf den Zuwachs der Kontrollen (25 mm = 100%) zeigt sich bei 1 atü eine Wachstumsförderung von 166%, bei 2 atü von 225%.

Um zu einem vollen Verständnis dieser Wachstumsförderung zu kommen, sei kurz an den allgemein bekannten Längenwachstumsverlauf eines Sprosses erinnert: Vom Vegetationspunkt werden laufend Internodien gebildet, die zunächst nur eine Länge von 3—4 embryonalen Zellen haben. Zu dem Zeitpunkt, an dem die jungen Internodien aus der Gipfelknospe hervorkommen, ist ihre anatomische Entwicklung weit-

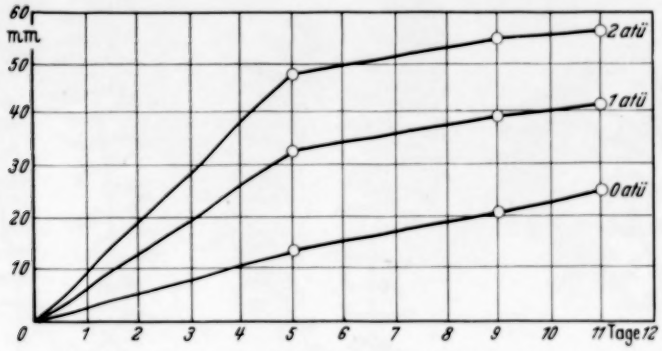


Abb. 24. *Potamogeton densus*. Zeitlicher Verlauf des Sproßzuwachses (in mm) bei verschiedenen Drücken.

0 atü: $n = 18$, $M = 25$, $\sigma = 7{,}7$ } $P < 0{,}0027$
1 atü: $n = 20$, $M = 41$, $\sigma = 9{,}6$ }
2 atü: $n = 10$, $M = 57$, $\sigma = 14{,}2$ } $P < 0{,}0027$

gehend abgeschlossen, aber sie sind noch sehr kurz. Das weitere Wachstum eines Internodiums erfolgt in der Weise, daß an einem interkalaren Meristem am Grunde des Internodiums Zellteilungen erfolgen, so daß die Anzahl der Zellen, die das Internodium aufbauen, sich vermehrt. Zugleich beginnen die älteren (oberen) Zellen des Internodiums sich zu strecken. Beim fertigen Internodium kommt das interkalare Meristem zur Ruhe. Die Rhythmik dieser einzelnen Teilungs- und Wachstumsschritte scheint so ausgeglichen zu sein, daß der zeitliche Verlauf des Zuwachses bei den ausgeführten Versuchen praktisch stets linear war. Diese Aussage gilt nur bei kurzen Versuchszeiten (2—3 Wochen) und auch nur dann, wenn die Sproßlänge zu Versuchsbeginn gegenüber dem Zuwachs während des Versuchs relativ groß ist. Im Abschnitt über die Wirkung des erhöhten Druckes auf die Blattentwicklung wurde gezeigt, daß Druck die Blattbildung stark verzögert. Dies bedeutet natürlich auch, daß die Bildung von neuen Internodien in gleichem Maße verzögert wird. Deshalb ist die Wachstumsförderung unter Druck um so erstaunlicher, wenn man bedenkt, daß die Kontrollen bis zum Ende der Versuchszeit 8 neue Internodien gebildet hatten, die „1 atü-Sprosse" nicht

einmal vier, die „2 atü-Sprosse" nur eines. Obwohl viel weniger neue Internodien unter Druck gebildet worden waren, wurde das Längenwachstum in dem angegebenen hohen Maße gefördert!

Das Längenwachstum der Pflanze und damit auch die Wachstumsförderung unter Druck wird also hauptsächlich von den bereits vorhandenen Internodien bewirkt. Deshalb dürfte die Zuwachskurve für die „Drucksprosse" keine Gerade sein, sondern sie müßte (wegen der erhöhten Wachstumsgeschwindigkeit) zunächst steiler ansteigen als die Kurve der Kontrollen, dann aber gegen die Abszisse abbiegen und schließlich einem konstanten Endwert zustreben. Wie Abb. 24 zeigt, ist dies tatsächlich der Fall. Die Kurven der „Drucksprosse" zeigen einen annähernd exponentialen Verlauf; geringfügige Abweichungen kommen dadurch zustande, daß auch unter Druck noch einzelne Internodien dazugebildet werden, deren Wachstum die Regelmäßigkeit des Kurvenverlaufs stört.

Bei einem Versuch im März 1955 zeigten sich nur kurz nach Versuchsbeginn schwache Wachstumsförderungen unter Druck. Zu Versuchsende hatten sich die Kurven bereits der Abszisse genähert, so daß die „Druckpflanzen" im Endeffekt in ihrem Längenwachstum gegenüber den Kontrollen gehemmt erschienen. Weder die Wachstumssteigerung am Anfang, noch die Wachstumshemmung am Ende des Versuchs waren signifikant, jedoch waren deutlich die typischen Unterschiede im Wachstumsverlauf zu erkennen.

Wegen des Unterschieds in der Zahl der neugebildeten Internodien bei Pflanzen, die unter verschiedenen Druckstufen kultiviert werden, sind zur Beurteilung der Druckwirkung auf das Wachstum die ganzen Sprosse ungeeignet. Ein sicheres Bild müßte aber das Wachstum einer bestimmten Anzahl von Internodien geben. So erfolgte die Auswertung einiger Versuchsserien in folgender Weise: aus dem eingeholten Pflanzenmaterial wurden möglichst ähnliche Sprosse ausgewählt und so zugeschnitten (nicht dekapitiert), daß sie aus je 23 Internodien bestanden.

Tabelle 7. *Potamogeton densus. Wachstum unter verschiedenen Drücken*

atü	n	Zuwachs des Gesamtsprosses		σ	Zuwachs der 14 untersten Internodien		σ	P
		mm	%		mm	%		
0	32	35	100	7,2	9	100	4,7	$\leqslant 0{,}001$
1	32	44	126	12	26	289	8,4	$> 0{,}05$
2	14	41	117	6,5	28	311	8,2	

Es wurde nun das Wachstum dieser ganzen Sprosse und außerdem das Wachstum der 14 unteren Internodien während der 6tägigen Versuchszeit geprüft. Die Tabelle 7 zeigt das Ergebnis eines typischen in dieser Weise ausgewerteten Versuchs. Dargestellt sind die Zuwachswerte der ganzen

Sprosse in 6 Tagen. Die Differenzen sind nicht signifikant. Unter höheren Drücken wird das Wachstum gefördert, aber dieses Mal nicht so stark wie im Vorjahr zur selben Jahreszeit (Abb. 24). Eine so rapide Wachstumsförderung ganzer Sprosse konnte im Herbst 1955 nicht erreicht werden. Dies mag daran liegen, daß mit Versuchspflanzen von einem anderen Standort gearbeitet wurde und daß möglicherweise Temperatur- und Lichtbedingungen während der Versuche anders waren. Die Intensität der Reaktionen scheint vom Vorleben der Pflanzen und den Begleitumständen der Versuche abzuhängen. Ein ähnlich unterschiedliches Verhalten zu verschiedenen Jahreszeiten erhielt auch GESSNER bei seinen Versuchen mit *Hippuris vulgaris*. Bei einer größeren Anzahl von Versuchen zeigten sich im zeitigen Frühjahr starke Zuwachshemmungen unter Druck, während im Sommer unter verschiedenen Drücken kein Unterschied in der Zuwachsrate festzustellen war (mündliche Mitteilung von Prof. GESSNER).

In dem beschriebenen Versuch (Tabelle 7) betrug die Wachstumsförderung bei 1 atü 26%, bei 2 atü 17% bezogen auf den Zuwachs bei 0 atü. Auffallend ist hierbei, daß die Wachstumsförderung bei 1 atü stärker ist als bei 2 atü. Dies hängt damit zusammen, daß durch den Druck gleichzeitig eine Förderung und eine Hemmung bewirkt wird, eine Förderung durch Beschleunigung des Internodien-*Längenwachstums* und eine Hemmung durch Verzögerung der Internodien-*Bildung*. Beide Wirkungen interferieren, und es kommt wohl auf verschiedene Begleitumstände an, welcher der beiden Effekte überwiegt. In den Versuchen vom Sommer 1954 war stets die Hemmung im Vergleich zur Förderung so stark gewesen, daß im Endeffekt eine Wachstumshemmung resultierte. Bei dem in Abb. 24 gezeigten Versuch vom November 1954 war die Förderung so intensiv, daß trotz der starken Hemmung der Internodienbildung eine beachtliche Förderung zu verzeichnen war. Im zuletzt beschriebenen Versuch vom November 1955 überwog bei 1 atü und 2 atü gegenüber 0 atü die Förderung, andererseits war diese bei 1 atü stärker als bei 2 atü.

Das starke Ausmaß der Wachstumsförderung unter Druck zeigt sich vor allem dann, wenn man bei dem zuletzt beschriebenen Versuch das Wachstum der 14 unteren Internodien betrachtet (Tabelle 7). Bei 1 atü zeigt sich dann ein Zuwachs von 290, bei 2 atü von 310 bezogen auf den Wert bei 0 atü gleich 100.

In weiteren Versuchsserien wurde mit dekapitierten Sprossen gearbeitet. Aus dem eingesammelten Material wurden wieder möglichst ähnliche Exemplare ausgesucht. Die Pflanzen wurden so zugeschnitten (nicht dekapitiert), daß sie je 21 Internodien besaßen. Bei der Dekapitation wurden die obersten 10 Internodien entfernt. Die Ergebnisse eines typischen Versuchs dieser Art zeigt Tabelle 8. Die Wachstumsförderung unter Druck entsprach größenordnungsmäßig dem vorigen

Versuch (Tabelle 7). Bei 1 atü betrug der Zuwachs 275, bei 2 atü 325 bezogen auf den Zuwachs bei 0 atü gleich 100. In diesem Versuch, bei dem auch einzelne Internodien (unterstes, oberstes, zweitoberstes) gemessen wurden, zeigte sich, daß die Wachstumsförderung unter Druck hauptsächlich die oberen noch nicht ausgewachsenen Internodien betraf (Tabelle 8).

Tabelle 8. *Potamogeton densus. Zuwachs dekapitierter Sprosse und einzelner Internodien. Alle Differenzen sind statistisch gesichert, außer bei 1 gegen 2 atü am Gesamtsproß und bei der Reihe der untersten Internodien*

Druck	n	Zuwachs des Gesamtsprosses		σ	Zuwachs des untersten Internodiums	Zuwachs des zweitobersten Internodiums		σ	Zuwachs des obersten Internodiums	
atü		mm	%		mm	mm	%		mm	%
0	24	4	100	2,1	0,1	0,4	100	0,33	0,5	100
1	24	11	275	5,0	0,1	2,0	500	1,1	2,1	420
2	12	13	325	5,5	0,2	2,6	650	1,1	2,8	560

Bei der Beschreibung der letzten Versuche ist die Bezeichnung „Streckungswachstum" geflissentlich vermieden worden. Eine Verlängerung der Internodien kann nämlich aus 2 Gründen auftreten: einmal, wenn die Zellteilungsrate am interkalaren Meristem erhöht wird, andererseits aber, wenn bei gleicher Zellteilungsrate die gebildeten Zellen sich stärker strecken. Zunächst wurde eine Verstärkung des wirklichen Streckungswachstums vermutet, weil ja bei der Organdifferenzierung offensichtlich die Zellteilungsrate herabgesetzt war. Für den in Tabelle 8 gezeigten Versuch wäre etwa beim zweitobersten Internodium unter 2 atü eine relative Förderung der Zellstreckung auf das $6^1/_2$fache zu fordern. Allerdings war der Gedanke an eine derartige Vergrößerung der Zellen doch etwas unwahrscheinlich. Die Entscheidung brachte die mikroskopische Untersuchung: die 2 obersten Internodien dieser Versuchsserie wurden in Juelschem Gemisch fixiert und nach Einbetten in Paraffin längsgeschnitten und mit Hämatoxylin nach Ehrlich gefärbt. An Schnitten, die etwa durch die Mitte des Internodiums gingen, wurde in den obersten 2 mm des Internodiums mit dem Okularmikrometer bei 270facher Vergrößerung die Länge aller Zellen einer Schnitthälfte gemessen. Für die Kontrollen war dies sehr einfach, von den meisten Zellen war der gesamte Umriß deutlich zu erkennen. Bei den „Druckinternodien" machte sich die bereits beschriebene Schrumpfung der Zellen störend bemerkbar. Für die Messung wurden nur solche Zellen berücksichtigt, deren gesamter Umriß deutlich erkennbar war. Gewiß verfälscht die Tatsache der Schrumpfung das Meßergebnis, aber sicher nicht erheblich, denn die Schrumpfung zeigte sich hauptsächlich in der Querrichtung, so daß auch im fixierten und eingebetteten Zustand die „Druckinternodien" noch erheblich länger waren als die Kontrollen. Bei den

Kontrollen war die Streuung der Zellänge von Pflanze zu Pflanze bei der großen Anzahl ausgemessener Zellen sehr gering, trotzdem die Zellänge innerhalb einer Pflanze zwischen 47 und 98 Maßeinheiten variierte. Bei den „Druckinternodien" war wegen der beschriebenen Fehlerquellen die Streuung von Pflanze zu Pflanze größer, vor allem, weil wegen der schweren Erkennbarkeit des gesamten Umrisses weniger Zellen ausgemessen werden konnten. Tabelle 9 zeigt die Meßergebnisse. Trotz der Meßschwierigkeiten bei den „Druckinternodien" ist zu ersehen, daß die Zellgröße durch den Druck nicht wesentlich verändert wird. Durch den erhöhten Druck muß also die Zellteilungsgeschwindigkeit im interkalaren Meristem erhöht werden und dadurch die auffällige Internodienverlängerung entstehen!

Tabelle 9. *Potamogeton densus. Zellänge unter verschiedenen Drücken*

atü	Mittlere Zellänge in relativen Einheiten (Anzahl der gemessenen Zellen)				
0	66 (28)	65 (25)	67 (30)	72 (28)	69 (28)
1	69 (21)	63 (20)			
2	64 (21)	67 (21)	79 (15)	62 (20)	

Auch mit *Ranunculus circinatus* wurden Wachstumsversuche angestellt. Hier konnten keine eindeutigen Ergebnisse erzielt werden. So geeignet sich dieses Objekt zur Prüfung der Blattneubildung erwies, scheint es sich doch für Wachstumsversuche nicht zu eignen. Immerhin wurde mit einer sehr langsamwüchsigen Rasse, die besonders kurze Internodien besaß, im Sommer 1954 bei ganzen Sprossen eine (nicht signifikante) Wachstumsförderung erzielt. Deutlich prägte sich der unterschiedliche Wachstumsmodus zwischen Kontrollen und Drucksprossen aus. Zwei Versuchsserien mit einer raschwüchsigen Rasse, die sehr lange Internodien besaß, konnten nicht befriedigend ausgewertet werden, da offenbar nur eine lockere Korrelation zwischen Ausgangslänge und Endlänge einer gewissen Anzahl von Internodien bestand.

Diskussion der Ergebnisse

In dieser Arbeit werden vor allem die Wirkungen des Druckes auf Wachstum und Differenzierung der Pflanzen aufgezeichnet. Eine Kausalanalyse der beobachteten Phänomene wurde noch bewußt vermieden. Dies geschah deshalb, weil es zweckmäßiger erschien, vor der Kausalanalyse das Phänomen der Druckwirkung so genau wie möglich darzustellen. Gewiß ist auch diese Aufgabe noch nicht abgeschlossen, aber man kann doch die bereits gesicherten Ergebnisse zu einem vorläufigen Gesamtbild abrunden.

Die erste wichtige Erscheinung ist die, daß meristematische Pflanzengewebe durch den Druck geschädigt werden können und absterben. Solche Schädigungen wurden am Vegetationspunkt, den jungen Blättern und im untersten Teil junger Internodien gefunden. Gipfelvegetationspunkt und interkalares Meristem verhalten sich also in dieser Beziehung gleichsinnig. Diese Feststellung ist sehr wichtig, denn bezüglich der Zellteilungsrate erweisen sich die beiden Organe gegensätzlich: am Gipfelvegetationspunkt wird durch erhöhten Druck die Zellteilungsgeschwindigkeit herabgesetzt, am interkalaren Meristem wird sie erhöht. Das letztere Ergebnis wurde mit Vorbehalten festgestellt; nach den bisherigen Meßergebnissen dürfte aber — falls überhaupt eine Förderung der Zellstreckung vorhanden ist — diese bei weitem nicht ausreichen, um eine so starke Internodienstreckung zu bewirken. In embryonalen Geweben, die eine Organdifferenzierung steuern, scheint die Zellteilungsgeschwindigkeit herabgesetzt zu werden, also etwa bei der Bildung von Blättern, Blüten und Wurzeln. Am interkalaren Meristem, bei dem die Zellteilung hauptsächlich im Dienste der Internodienstreckung steht, wird dagegen die Zellteilungsgeschwindigkeit erhöht. Hier sei das interessante Problem aufgeworfen, welche Unterschiede wohl normalerweise zwischen der Zellteilung im interkalaren Meristem und im Gipfelvegetationspunkt bestehen, daß sie auf den gleichen Außenfaktor so verschieden reagieren.

Die Förderung der Internodienstreckung zeigt sich vor allem in den Spätherbstmonaten, also unter ungünstigen Bedingungen. Für die verschiedene Reaktionsintensität mag aber auch ein endogener Jahresrhythmus verantwortlich sein. Die Förderung der Internodienstreckung erscheint größenordnungsmäßig in derselben Stärke, gleichgültig ob die Gipfelknospe vorhanden ist oder nicht.

Eine Reihe interessanter Probleme ergibt sich aus der Unterdrückung der Organdifferenzierung unter erhöhtem Druck. Die Bildung von Blättern, Blüten und Wurzeln wird stark verzögert. Für Blätter und Blüten legt der zeitliche Verlauf der Neubildung die Annahme eines „kritischen Entwicklungszustandes" nahe. Damit ist ein gewisses junges Entwicklungsstadium gemeint, von dem an die Überschreitung eines gewissen „kritischen Drucks" die Weiterentwicklung der betreffenden Organe sistiert. Auch für die Wurzelbildung ist diese Vorstellung nicht völlig von der Hand zu weisen, denn sicher ist schon bei Beginn des Versuchs ein Teil der Wurzeln im Gewebe der Knoten angelegt; möglicherweise entwickeln sich vorzugsweise oder ausschließlich diese Wurzeln weiter. Gerade auf entwicklungsphysiologischem Gebiet wird hierdurch eine ganze Reihe von interessanten Problemen aufgeworfen, und es dürften sich hier Ansatzpunkte finden lassen, die zur Beantwortung mancher Fragen führen können. Ein weiterer Beitrag zur Lösung einiger solcher Probleme wird in nächster Zeit folgen.

Besonders kompliziert ist die *Nachwirkung des Druckes* auf die Seitenknospen. Es zeigen sich beträchtliche Verhaltensunterschiede im Einzelversuch, zu verschiedenen Jahreszeiten und je nach den äußeren Faktoren, mit denen der Druck und die Drucknachwirkungen kombiniert sind. In diesem Zusammenhang wird eine Hypothese diskutiert, die die Verhaltensunterschiede zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenem Milieu auf das Zusammenwirken von mehreren ungünstigen Einflüssen zurückzuführen sucht. Für die Reaktionsweise zu verschiedenen Jahreszeiten könnte auch eine endogene Rhythmik verantwortlich sein. Diese Hypothese versagt aber bei der Deutung des Verhaltens in verschiedenem Milieu. Für die Erklärung der Reaktionsunterschiede innerhalb eines Versuchs bieten die bisher vorliegenden Ergebnisse noch keine konkrete Diskussionsbasis.

Auf die kausale Erklärung der Druckwirkung kann hier noch nicht näher eingegangen werden. Diesem Problem soll eine weitere Arbeit gewidmet werden.

Nun muß noch die Frage diskutiert werden, welche ökologischen Folgerungen sich aus dieser Arbeit ergeben. Bisher glaubte man, am natürlichen Standort sei nur das Licht „limiting factor" für die Tiefenverbreitung der höheren Pflanzen. Hier konnte gezeigt werden, daß auch der hydrostatische Druck der Tiefenverbreitung eine Grenze setzt; häufig dürfte diese Grenze schon in einem Bereich zu finden sein, in dem die Lichtverhältnisse ein Leben der Pflanze noch gut ermöglichen würden. Etwa für *Ranunculus circinatus* oder *Potamogeton densus* müßten schon relativ niedrige Überdrücke standortbegrenzender Faktor sein (von einer etwaigen modifikativen Anpassung an den höheren Druck sei jetzt abgesehen). Die druckunempfindliche *Elodea canadensis* müßte demnach in größere Tiefen gehen können. Tatsächlich soll es sehr klare Gebirgsseen geben, in denen sie bis in mehr als 10 m Wassertiefe gefunden wurde. Bei *Potamogeton densus* und *Ranunculus circinatus* wurde bei 0,5 atü niemals eine signifikante Schädigung festgestellt. Man darf daraus aber noch nicht schließen, daß diese Arten in 5 m Wassertiefe leben könnten, selbst dann nicht, wenn Licht- und Druckverhältnisse einzeln betrachtet ein Leben der Pflanze noch durchaus gestatten würden. Auch bei der Kombination von Licht und Druck (am natürlichen Standort kommt außerdem die Veränderung der Temperatur dazu) dürfte wieder das Prinzip Bedeutung haben, daß mehrere schädigende Einflüsse sich nicht einfach addieren, sondern sich nach anderen Gesetzmäßigkeiten für die Pflanze bedeutend negativer auswirken, als es der Summe der einzelnen Einflüsse entspräche.

Zum Schluß sage ich vor allem Herrn Prof. GESSNER meinen tiefempfundenen Dank für die Anregung zu dieser Arbeit und für sein ständiges Interesse am Verlauf der Versuche, zu deren Durchführung er mir wertvolle Hinweise gab.

Der Leitung des Botanischen Instituts danke ich dafür, daß sie mir die erforderlichen Geräte und Räume zur Verfügung gestellt hat.

Für die Herstellung der Mikro-Aufnahmen bin ich dem Institutsphotographen, Herrn E. Krause, zu Dank verpflichtet.

Zusammenfassung

1. Die Arbeit untersucht die entwicklungsphysiologischen Wirkungen hydrostatischer Drücke an verschiedenen submersen Blütenpflanzen.

2. Drücke von mehr als 0,5 atü vertreiben die Gase aus den Intercellularen und ersetzen sie durch Wasser.

3. Drücke von 1 atü und mehr töten einen gewissen Prozentsatz der Versuchspflanzen durch Schädigung des meristematischen Gewebes. In dieser und in anderen Wirkungen des Druckes finden wir folgende Empfindlichkeitsreihen: *Potamogeton densus* > *Ranunculus circinatus* > *Elodea canadensis*.

4. Erhöhte Drücke hemmen die Blattneubildung. Bei *Potamogeton densus* und *Ranunculus circinatus* wird vermutet, daß Blätter, die einen gewissen „kritischen Entwicklungszustand" noch nicht überschritten haben, sich bei 2 atü nicht mehr weiterentwickeln können.

5. Das Treiben von Seitenknospen wird unter Druck stark gehemmt. Als Nachwirkungen eines 6tägigen Kultivierens unter 1 atü und 2 atü treibt ein Teil der Seitenknospen nach Entfernung des Druckes praktisch normal, ein anderer Teil zeigt jedoch bis Versuchsende kein Anzeichen einer Erholung. Im Herbst verschiebt sich die Reaktionsweise in zunehmendem Maße in Richtung einer irreversiblen Knospenschädigung. Pflanzen, die nach der Druckeinwirkung strömendem Wasser ausgesetzt wurden, zeigten in keinem Fall Erholungsfähigkeit ihrer Seitenknospen. Es wird eine Hypothese diskutiert, nach der sich die Reaktionsunterschiede zu verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenem Milieu aus einer Kombination schädigender Einflüsse erklären.

6. Erhöhte Drücke erschweren die Umwandlung des vegetativen Gipfelmeristems in einen Blütenvegetationspunkt. Die Weiterentwicklung junger Blütenanlagen wird durch den Druck verzögert. Offenbar wirkt der Druck auch hier nach dem Prinzip des „kritischen Entwicklungszustandes" (vgl. Punkt 4). Ein Teil der Blütenanlagen ist nicht mehr erholungsfähig, wenn man die Pflanzen nach 7tägiger Druckeinwirkung unter Normalbedingungen bringt.

7. Besonders stark wird durch erhöhte Drücke die Bildung von Adventivwurzeln herabgesetzt.

8. Die Intercellularen in den unter Druck gewachsenen Wurzeln sind kleiner als bei den Kontrollen.

9. Die Internodienstreckung wird unter Druck begünstigt. Die Wachstumsförderung erfolgt wahrscheinlich durch Erhöhung der Zellteilungsrate im interkalaren Meristem.

10. Besonders auffallend sind die Reaktionsunterschiede bei Beobachtung des Wachstums zu verschiedenen Jahreszeiten.

11. Kurz dauernde Einwirkungen sehr hoher Drücke wirken im gleichen Sinn wie Dauereinwirkungen niedriger Überdrücke. Ob der Reaktionsmechanismus in beiden Fällen gleich ist, konnte noch nicht entschieden werden.

Literatur

Bertalanffy, L. v.: Theoretische Biologie. Bern 1951. — Gessner, F.: Der Druck in seiner Bedeutung für das Wachstum submerser Wasserpflanzen. Planta (Berl.) **40**, 391—397 (1952). — Hydrobotanik, Bd. 1. Berlin 1955. — Glück, H.: Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, Teil 1. Jena 1905. — Koller, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden u. Leipzig 1943. — Libbert, E.: Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. Planta (Berl.) **44**, 286—318 (1954). — Pätau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).

Dr. Eleonore Ferling, Augsburg, Heinrich-von-Buz-Straße 23

Planta, Bd. 49, S. 271—299 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock

DIE LATERALE ANISOPHYLLIE VON COLEUS HYBRIDUS ALS KORRELATIONSPHÄNOMEN

Von

HERMANN v. GUTTENBERG und HERBERT MÜLLER

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. September 1956)

I. Einleitung

1. Begriff und Formen der Anisophyllie

Mit dem Problem der Anisophyllie, also dem Vorkommen verschieden großer Blätter an den verschiedenen Seiten eines Sprosses, beschäftigten sich als erste im Jahre 1868 unabhängig voneinander HOFMEISTER, WIESNER und FRANK. Anschließend versuchten viele Wissenschaftler in zahlreichen Experimenten die Ursachen der Anisophyllie aufzufinden. Es seien an dieser Stelle nur einige der wichtigsten Arbeiten genannt: FRANK (1868), HOFMEISTER (1868), WIESNER (1868, 1892, 1894, 1895), GOEBEL (1880, 1908, 1928), ROSENVINGHE (1889), WEISSE (1895), FIGDOR (1897, 1904, 1909, 1912), DOSTÁL (1909, 1911, 1922, 1926, 1943), GENTNER (1909), NORDHAUSEN (1909), HEINRICHER (1910), BOSHART (1911), DOPOSCHEG-UHLAR (1913), TROLL (1937), UNRUH (1940) und v. GUTTENBERG u. STEINWEG (1956).

Bei vielen Pflanzenarten ist diese Ungleichblättrigkeit mit Plagiotropie und Dorsiventralität verbunden. Tritt das Phänomen nur an Seitenachsen auf, so bezeichnet man es als „unvollständige" (WIESNER) oder „*laterale* Anisophyllie" (GOEBEL). Sie kommt häufig an Seitensprossen dekussiert beblätterter Arten vor, z. B. bei *Scrophularia*, *Coleus* oder an einheimischen Laubgehölzen, wie z. B. *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum* u. a. Bei dieser Form der Ungleichblättrigkeit wechseln an den Seitensprossen transversal-horizontal angeordnete isophylle Blattpaare mit medianen ab, die mehr oder weniger geneigt oder rein vertikal gestellt und anisophyll sind. Dabei sind in der Regel die an der Unterseite der Seitensprosse stehenden, also zur Hauptachse abaxialen Blätter, die größeren; man spricht dann von einer hypotonen Förderung der Seitenachsen. Eine weitere Form von lateraler Anisophyllie tritt bei anderen Pflanzen mit dekussiert beblätterten Seitentrieben auf, wenn ihre Blattpaare zwecks besseren Lichtgenusses durch Drehung der Internodien um 90° in einer Ebene angeordnet sind, so bei unserer einheimischen *Cornus sanguinea*, bei verschiedenen Arten der Acanthaceen-Gattungen *Strobilanthes* oder *Goldfussia* u. a. Bei diesen Pflanzen sind alle Blattpaare der Seitentriebe ungleichblättrig in der Weise, daß an den scheinbar

zweizeilig beblätterten Achsen große und kleine Blätter abwechselnd hintereinander angeordnet sind. WIESNER unterscheidet noch eine andere Form der Anisophyllie, die mit der vorstehenden eng verwandt ist. Auch hier erfolgt eine Torsion der Internodien an den Seitensprossen, aber nur um 45°, so daß die kleineren Blätter an der inneren, dem Hauptsproß zugekehrten, die größeren an der äußeren, dem Hauptsproß abgekehrten Seite liegen.

Bei der zweiten Hauptform der Anisophyllie sind alle Sprosse, also auch der Hauptsproß, ungleichblättrig, was z. B. bei vielen Angehörigen der Gattung *Selaginella*, bei dorsiventralen Formen von Laub- und Lebermoosen oder auch bei *Centradenia*- und *Strobilanthes*-Arten der Fall ist. Man bezeichnet diese Form der Anisophyllie, weil sie alle Triebe der Pflanze ergreift, als „*habituell*". Beide Hauptformen der Ungleichblättrigkeit sind durch zahlreiche Übergangsformen miteinander verbunden und daher, abgesehen von einigen Extremfällen, überhaupt nicht exakt voneinander zu trennen. Die meisten der bekannten anisophyllen Pflanzenarten gehören in die Gruppe der Übergangsformen. So fand z. B. ZIEGLER (1925), daß bei Keimpflanzen von *Centradenia grandiflora* der Haupttrieb zunächst 2—4 isophylle Blattpaare ausbildete, um dann ohne feststellbare Ursache plötzlich plagiotrop und anisophyll zu werden. FIGDOR (1911) beobachtete die gleiche Erscheinung an aus Samen gezogenen Pflanzen der als habituell anisophyll bekannten *Goldfussia anisophylla* (*Strobilanthus anisophyllus*). Diese durch Aussaat gewonnenen Jungpflanzen entwickelten anfangs eine durchaus orthotrope Hauptachse mit 14—21 annähernd isophyllen Blattpaaren. Erst von einer Höhe von 50—90 cm an begannen die Sproßspitzen plagiotrop weiter zu wachsen und normal anisophylle Blattpaare auszubilden. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch bei einigen Vertretern der Gattung *Selaginella* (*S. grandis*, *S. ouvardii* u. a.) vorzuliegen.

2. Die Ursachen der Anisophyllie

Es waren besonders die erwähnten Übergangsformen, die schon frühzeitig einige Forscher auf den Gedanken brachten, die Ursachen für die Anisophyllie in verschiedenen äußeren Faktoren zu suchen. Davon kommen in erster Linie die Schwerkraft (WIESNER, ROSENVINGHE, FRANK, WEISSE), das Licht (FRANK, PFEFFER, BOSHART, FIGDOR, GOEBEL) und in zweiter Linie die Temperatur (HEINRICHER) sowie atmosphärische Niederschläge (WIESNER, FIGDOR) in Betracht, deren Einfluß auf die Ausbildung der Anisophyllie von den genannten Autoren näher untersucht wurde. In zahlreichen, mannigfach variierten Versuchen gelang es zwar, bei einigen anisophyllen Pflanzenarten einen unmittelbaren Einfluß der untersuchten äußeren Faktoren nachzuweisen, doch andererseits verliefen viele Versuche völlig negativ oder sie

widersprachen sich bei ein und demselben Objekt, so daß man zusammenfassend nur folgende Tatsachen als gesichert gelten lassen kann:

Bei einer ganzen Anzahl anisophyller Pflanzen scheinen die Schwerkraft und das Licht einen mehr oder weniger weitgehenden Einfluß — in direkter oder mittelbarer Weise — auf die Ausbildung der Anisophyllie auszuüben, wobei oft schon jeder der beiden Faktoren für sich zur Induktion genügt. Darüber aber, auf welche Art und Weise dieser Einfluß zur Wirkung gelangt, war man sich lange nicht einig.

Neben GOEBEL waren es vor allem WIESNER und CZAPEK, die schon vor über 60 Jahren darauf hinwiesen, daß nicht nur äußere Einflüsse, sondern vielleicht sogar in stärkerem Maße innere Faktoren beim Zustandekommen der Anisophyllie mitwirken. Zu derartigen Faktoren zählen nach den genannten Autoren:

a) „innere Wachstumsvorgänge, wahrscheinlich hervorgerufen durch die Stoffwanderung in der Pflanze" (GOEBEL), d. h. also Ernährungseinflüsse,

b) „erbliche Einflüsse, die sich durch die Beziehungen des Sprosses zur Mutterachse ergeben" (WIESNER),

c) „unabänderlich fixierte, erbliche Dorsiventralität" (CZAPEK),

d) „innere Neigung zur Asymmetrie und Anisophyllie, wobei die Richtung der Ausbildung durch äußere Faktoren, wie Licht und Schwerkraft, bestimmt wird" (ZIEGLER).

Leider trugen auch diese verschwommenen Deutungen nicht viel zur Klärung der Frage nach den Ursachen der Ungleichblättrigkeit bei. Erst der Ausbau und die Erkenntnisse der Wirkstofforschung brachten das Anisophyllieproblem der Lösung ein ganzes Stück näher. Hier ist vor allem DOSTÁL zu nennen, der in zahlreichen Arbeiten die korrelativen, wirkstoffbedingten Einflüsse auf die Ausbildung der lateralen Anisophyllie von *Scrophularia nodosa* untersuchte. Er beschäftigte sich in seinen interessanten, aber nicht immer leicht zu deutenden Versuchen besonders mit der Rolle der Tragblätter und fand, daß bereits bei der embryonalen Entwicklung der Seitenknospen die normale hypotone Anisophyllie durch die fördernde Wirkung der selbst noch stark wachsenden Tragblätter auf die *ab*axialen Blattanlagen induziert wird. Während der Streckungsphase der Seitentriebe üben, nach weiteren Beobachtungen des gleichen Forschers, die nunmehr bereits mehr oder weniger ausgewachsenen Tragblätter eine Hemmwirkung aus, die sich besonders auf die *ad*axialen Blätter der medianen Blattpaare erstreckt und die normale Anisophyllie noch verstärkt. DOSTÁL glaubt mit Sicherheit annehmen zu können, daß an der fördernden bzw. hemmenden Wirkung der Tragblätter und an der hemmenden Wirkung, die heranwachsende Triebe aufeinander ausüben, Wuchsstoff die Haupt- oder wenigstens eine Vermittlerrolle spielt, da er die von den genannten

Organen ausgehenden Einflüsse in vielen Fällen durch IES ersetzen konnte. Die Hauptursache der Anisophyllie liegt nach DOSTÁL in der erwähnten, weitgehend wuchsstoffbedingten, korrelativen Verbindung der verschiedenen Pflanzenorgane. Der Beteiligung von Licht und Schwerkraft mißt er dagegen nur eine untergeordnete Bedeutung bei. DOSTÁL bewies also zum ersten Male, daß der für die gesamte Pflanzenentwicklung so überaus bedeutungsvolle Faktor der korrelativen Hemmung auch bei der Ausbildung der lateralen Anisophyllie eine hervorragende Rolle spielt. Weitere Untersuchungen über den Einfluß zugeführter Wirkstoffe auf die habituelle Anisophyllie von *Centradenia floribunda* und *C. grandiflora* wurden in neuester Zeit von v. GUTTENBERG und STEINWEG (1956) durchgeführt. Es gelang ihnen, durch Behandlung der kleineren Blätter mit IES in physiologischen Dosen, die Anisophyllie mehr oder weniger aufzuheben und umgekehrt, durch Bestreichen der größeren Blätter mit Hemmstofflösungen (Cumarin, 3,5-Trijodbenzoesäure) eine Verminderung der Ungleichblättrigkeit zu erzielen. Die Verfasser ziehen aus ihren Untersuchungsergebnissen den Schluß, daß allgemein die Verschiedenheit der Blattgrößen bei anisophyllen Pflanzen wahrscheinlich auf verschiedene Wuchsstoffversorgung zurückzuführen ist, die ihrerseits im gegebenen Fall aus der Einwirkung der Schwerkraft resultieren soll.

Ausgehend von diesen Ergebnissen sollte in der vorliegenden Arbeit versucht werden, die korrelativen Einflüsse der verschiedenen Pflanzenorgane und die Wirkung von zugeführten Wuchs- und Hemmstoffen auf die Ausbildung der lateralen Anisophyllie von *Coleus hybridus* zu untersuchen und zu erklären.

II. Eigene Versuche

1. Material und Methodik

Als Material für die Versuche wurden verwendet:

a) ältere, mehrjährige Exemplare von *Coleus hybridus* aus vorhandenem Institutsmaterial;

b) aus Samen gezogene Jungpflanzen von *Coleus hybridus* var. *macrophyllus*.

Das Saatgut wurde von der Firma N. L. Chrestensen, Erfurt, bezogen. Alle Versuche wurden im Gewächshaus des Institutes bei etwa 23—27° C und 80 bis 95% relativer Luftfeuchtigkeit durchgeführt. Je nach den bei den einzelnen Versuchen näher beschriebenen Umständen, wurden intakte Pflanzen oder isolierte Nodien der Hauptsprosse verwendet, die alle in guter, sandiger Gartenerde kultiviert wurden. Für die meisten Versuche stellten wir Versuchsreihen zu je 3×5 Pflanzen zusammen; die Versuchsdauer betrug im Durchschnitt 1—2 Monate. Wirkstoffe wurden den Pflanzen in Form von wäßrigen Lösungen zugeführt, die alle 2 Tage frisch bereitet und in dunklen Flaschen kühl aufbewahrt wurden.

Zur Methodik der Wirkstoffzuführung ist zu sagen, daß die häufig benutzte Pinselmethode doch erhebliche Mängel aufweist, die besonders in der Tatsache der raschen Verdunstung der dünnen Lösungsschicht auf dem behandelten Organ begründet sind. Dadurch kann einmal nur sehr wenig Wirkstofflösung in das Organ eindringen, zum anderen wird durch die Verdunstung die Konzentration der aufgebrachten Lösung erhöht.

Wir suchten deshalb nach einer Methode, die während einer bestimmten längeren Zeitspanne eine weitgehend gleichmäßige Lösungszufuhr ermöglichen sollte und gleichzeitig für größere Serienversuche anwendbar war. Die besten Ergebnisse erzielten wir mit folgendem einfachen Verfahren: auf die zu behandelnden Pflanzenteile (Tragblätter) wurden etwa gleich große Wattebäuschchen gelegt, die täglich einmal zur selben Zeit mit der gleichen Menge Wirkstofflösung — abgemessen durch bestimmte Tropfenanzahl aus einer feinen Pipette — getränkt wurden. Nach einer Einwirkungszeit von 2 Std entfernten wir die Watte und befreiten die behandelten Organe durch Überbrausen mit Wasser von eventuellen Lösungsrückständen. Die relative Luftfeuchtigkeit wurde während der Wirkstoffversuche besonders hoch gehalten (80 bis 96%) und dadurch die Verdunstung und Konzentrationsänderung der Lösung stark verzögert.

Die Messung der Ungleichblättrigkeit erfolgte an den medianen Blattpaaren in ihrer Aufeinanderfolge von der Basis zur Spitze der Seitensprosse. Die Stärke der Anisophyllie ist ersichtlich aus dem Verhältnis der Länge des adaxialen zur Länge des abaxialen Blattes, wobei die Länge des adaxialen Blattes gleich 1 gesetzt wurde. Alle Längenangaben erfolgen in Millimetern.

2. Versuche über die korrelativen Beziehungen verschiedener Pflanzenorgane auf die Ausbildung der lateralen Anisophyllie an nicht mit Wirkstoffen behandelten Pflanzen

a) Untersuchungen an intakten Pflanzen. Normalerweise ist die Neigung der *Coleus*-Hybriden zur Verzweigung nur gering, d. h. die Seitenknospen stehen unter dem hemmenden Einfluß der oberen Sproßregion (Apikal-Dominanz). In der Regel tritt eine stärkere Verzweigung erst nach einer Schwächung oder dem Wegfall der von der Sproßspitze ausgehenden Hemmwirkung auf, wie es z. B. nach dem Abblühen oder nach einer Dekapitation des Haupttriebes geschieht. Es gibt auch Hybriden, an denen die untersten Knospen des Hauptsprosses ohne Dekapitation auszutreiben beginnen, wenn dieser eine bestimmte Größe und ein bestimmtes Alter erreicht hat. Offenbar erfährt dann die hemmende Kraft des Haupttriebes eine Schwächung, so daß die am weitesten von der Sproßspitze entfernten, also untersten Seitenknospen austreiben

können. Wie wir beobachteten, kann die nun von den neuen heranwachsenden Seitentrieben ausgehende korrelative Hemmung auf den Hauptsproß so groß werden, daß dieser sein Wachstum ganz einstellt und schließlich abzusterben beginnt. Wichtig für unsere Betrachtung ist nun, daß an den Seitensprossen von *Coleus hybridus* die in den Achselmedianen stehenden Blattpaare eine ausgeprägte Anisophyllie aufweisen. Dabei ist normalerweise stets das adaxiale Blatt kleiner als das abaxiale. Die transversalen Blätter der Seitentriebe sind, wie die Blätter des Hauptsprosses, isophyll. Die Seitenachsen stehen hier also (nach TROLL, 1937) unter dem Einfluß einer hypotonen Förderung. Man könnte aber auch von einer epitonen Hemmung der Seitensprosse sprechen, und in der Tat sind, wie wir sehen werden, beide Faktoren für die Ausbildung der hypotonen Anisophyllie von entscheidender Bedeutung.

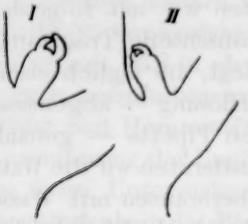


Abb. 1. Schematisierte Längsschnitte durch junge Achselknospen von *I*; *Coleus hybridus* und *II*: *Scrophularia nodosa*. Man beachte die Neigung der Knospen zur Hauptsproßachse und die daraus resultierende Stellung der medianen Blattprimordien. (*I* nach Handschnitten gezeichnet; *II* nach DOSTÁL)

Mikroskopische Untersuchungen der jungen Seitenknospenanlagen bestätigten auch für unser Versuchsobjekt, daß die medianen Blattprimordien bereits in der Embryonalphase anisophyll angelegt werden. Der Grund für die Größenunterschiede der ad- und abaxialen Blätter soll nach der Ansicht DOSTÁLS nicht in der unmittelbaren Wirkung der Schwerkraft oder anderer einseitiger Außenbedingungen zu suchen sein. Diese Auffassung wird gestützt durch einen Vergleich der Achselknospenanlagen von *Coleus* mit denen von *Scrophularis nodosa*, die DOSTÁL untersuchte. Während die jungen *Coleus*-Knospen aus der Hauptachse schief nach *außen* hervortreten und so die größeren abaxialen Blattanlagen tatsächlich an der der Schwerkraft zugekehrten Seite liegen, sind bei *Scrophularia* die Achselknospen schräg *zum* Hauptsproß geneigt, so daß die abaxialen Blattprimordien auf die physikalische *Ober*seite zu liegen kommen (Abb. 1).

DOSTÁL (1926) nimmt an, daß die embryonale Anlage der Ungleichblättrigkeit von der Entwicklung und Tätigkeit der Tragblätter bestimmt wird. Die frühzeitige Entfernung eines Stützblattes in der Gipfelknospe des Haupttriebes hat nämlich zur Folge, daß seine Achselknospe verkümmert und entweder gar keine oder nur kleine, dann aber in der Regel gleich große mediane Blattanlagen ausgebildet wurden. Die gegenüberliegende Achselknospe des belassenen Tragblattes war dagegen normal entwickelt; ihre abaxialen Blattprimordien übertrafen stets die adaxialen an Größe. Dies alles bedeutet also, daß das junge, noch stark heranwachsende Stützblatt nicht nur die embryonale Knospenentwicklung, sondern auch die der abaxialen Blattanlagen fördert.

Dostál konnte in seinen Untersuchungen weiterhin zeigen, unter welch strenger Kontrolle der älteren Pflanzenteile die Organogenese während der Embryonalphase steht. Es gelang ihm weder durch operative Eingriffe noch durch Bestreichen mit IES-Lanolin-Pasten die embryonale Anlegung der Ungleichblättrigkeit in noch ruhenden Achselknospen zu beeinflussen. Während der Streckungsphase ist es jedoch nach Dostál möglich, in die korrelativen Beziehungen zwischen den Pflanzenorganen und der weiteren Ausbildung der Anisophyllie einzugreifen.

Um das Korrelationsverhältnis bei *Coleus* zu klären, führten wir zunächst verschiedene Dekapitations- und Pfropfversuche durch.

b) Versuche mit isolierten Nodien. In den folgenden Versuchen sollte die Frage untersucht werden, ob und in welcher Weise die *Tragblätter* unter gleichzeitiger Berücksichtigung ihres Alters — während der Streckungsphase der Achselknospen die Ausbildung der lateralen Anisophyllie von *Coleus* beeinflussen, und ob weiterhin auch die *Wurzeln* an diesen Korrelationen beteiligt sind. Zu diesem Zweck wurden gleichartige Versuche an 1. bewurzelten und 2. wurzelarmen isolierten Nodien aus a) der unteren Hauptsproßregion älterer Pflanzen mit bereits mehr oder weniger ausgewachsenen Tragblättern und b) von Sämlingen mit jungen, noch stark heranwachsenden Stützblättern ausgeführt. Es ergaben sich also für jeden Hauptversuch 4 Versuchsgruppen, nämlich 1a und 1b und 2a und 2b. Als wurzelarm bezeichnen wir solche Nodien, an denen während der Versuchszeit in Abständen von 2 Tagen die entstehenden Wurzeln abgeschnitten wurden. Da die Achseltriebe der so behandelten Nodien natürlich bedeutend langsamer wuchsen als die der bewurzelten, benötigten sie durchschnittlich die doppelte Versuchszeit. Der besseren Vergleichsmöglichkeit wegen wurden für diese Messungen nur die ersten, also untersten medianen Blattpaare der Seitenachsen ausgewertet, da sie stets am stärksten anisophyll waren.

Den *1. Hauptversuch* führten wir an isolierten Nodien durch, denen beide Tragblätter belassen wurden. In der *1. Versuchsgruppe* kamen *alte, bewurzelte Nodien* zur Anwendung (Tabelle 1).

Tabelle 1 zeigt deutlich, daß die beiden Seitentriebe die normale hypotone Anisophyllie aufwiesen, die sich von der intakter Pflanzen (*DW = 1:1,64*) kaum unterschied. Entgegen den Befunden Dostáls wurde also die Ungleichblättrigkeit durch bloße Dekapitation des Hauptsprosses nicht beeinflußt. Das ist verständlich, da, wie wir später sehen werden, zwischen zwei gegenüberstehenden Seitentrieben ähnliche Korrelationen wie zwischen Hauptsproß und Seitensprossen bestehen.

In der *2. Versuchsgruppe* verwendeten wir *alte, wurzelarme Nodien* und erhielten als Durchschnittswert für beide Achseltriebe von 15 Pflanzen das Verhältnis *1:1,55*. Die Stärke der Anisophyllie hatte sich gegenüber den bewurzelten Nodien also wenig verringert.

Tabelle 1. *Alte, bewurzelte Nodien mit beiden Tragblättern*
Sl = Sproßlänge, ad = adaxiales Blatt; ab = abaxiales Blatt.
DW_1 = Durchschnittswerte aus der angeführten Versuchsreihe (5 Pflanzen).
DW_2 = Durchschnittswerte aus allen 3 Versuchsreihen (15 Pflanzen).

Nr.	Linker Achselsproß				Rechter Achselsproß			
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	43	23	37	1:1,61	46	24	40	1:1,66
2	41	22	38	1:1,73	39	21	34	1:1,62
3	46	24	42	1:1,75	45	25	41	1:1,64
4	40	21	35	1:1,67	44	20	34	1:1,70
5	38	20	33	1:1,65	36	21	34	1:1,62
DW_1	41,6	22	37	*1:1,68*	41,8	22,2	36,8	*1:1,65*
DW_2	40,8	21,9	37	**1:1,69**	41,1	22,2	37	**1:1,665**

Die *3. Versuchsgruppe* wurde mit *jungen, bewurzelten Nodien* durchgeführt; sie ergab den DW 1:1,60, wobei sich wieder beide Seiten gleich verhielten (1:1,59 und 1:1,61) und kaum von Trieben intakter Pflanzen unterschieden. Die Sproßlängen waren DW_2 36,4 und 36,7.

Junge, bewurzelte Nodien unterschieden sich also in bezug auf die Anisophyllie ihrer Achselsprosse nur wenig von alten, bewurzelten Nodien.

In der *4. Versuchsgruppe* des 1. Hauptversuches verwendeten wir *junge, wurzelarme Nodien* (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Junge, wurzelarme Nodien mit beiden Tragblättern*
Erklärung der Abkürzungen s. Tabelle 1.

Nr.	Linker Achselsproß				Rechter Achselsproß			
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	48	25	36	1:1,44	51	27	38	1:1,405
2	54	27	41	1:1,52	51	26	38	1:1,46
3	46	24	35	1:1,45	42	23	32	1:1,39
4	50	30	41	1:1,36	47	29	41	1:1,41
5	42	23	32	1:1,39	43	24	33	1:1,37
DW_1	48	25,8	37	*1:1,43*	47	25,8	36,4	*1:1,41*
DW_2	47,8	25,4	35,9	**1:1,41**	47,4	25,3	36,2	**1:1,43**

Junge, wurzelarme Nodien waren, wie Tabelle 2 erkennen läßt, nicht so stark anisophyll wie junge oder alte, bewurzelte. Der Verlust der Wurzeln verursachte also bei alten Internodien eine geringe, bei jungen eine sehr deutliche Abnahme der Anisophyllie, woraus folgt, daß die Wurzeln in irgendeiner Weise die Ungleichblättrigkeit fördern. Die Sproßlänge war gegenüber bewurzelten jungen Internodien beträchtlich vergrößert, doch ist zu bedenken, daß beiderlei Versuche zu verschiedenen Jahreszeiten liefen.

Im 2. *Hauptversuch* wurde in allen 4 Versuchsgruppen an den Nodien je eines der beiden Tragblätter entfernt (Tabelle 3 und 4).

Die *1. Versuchsgruppe* enthielt wieder *alte, bewurzelte Nodien* (Tabelle 3).

Aus der Tabelle 3 ist zunächst die viel geringere Länge der Achselsprosse mit Tragblatt ($DW_2 = 22{,}8$) gegenüber denen ohne Tragblatt ($DW_2 = 61$) zu sehen. Das bedeutet, daß die belassenen Tragblätter das Austreiben der eigenen Achseltriebe behinderten. Ferner wiesen die kleineren Triebe eine viel stärkere, und zwar übernormale Anisophyllie

Tabelle 3. *Alte, bewurzelte Nodien mit einem Tragblatt*

Das zweite Stützblatt wurde bei Versuchsbeginn entfernt. (Erklärung der Abkürzungen s. Tabelle 1.)

Nr.	Achselsproß mit Tragblatt				Achselsproß ohne Tragblatt			
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	28	9	18,5	1:2,06	64	24	33	1:1,37
2	26	8	15	1:1,88	76	26	37	1:1,42
3	21	7	13	1:1,86	71	32	41	1:1,28
4	25	8,5	15,5	1:1,825	48	19	28	1:1,47
5	17	6	11,5	1:1,92	59	17	23	1:1,35
DW_1	23,4	7,7	14,7	*1:1,91*	61,6	23,6	32,4	*1:1,38*
DW_2	22,8	7,45	14,2	1:1,91	61	22,8	30,9	1:1,35

auf als die größeren. Offensichtlich übte der schneller heranwachsende Achselsproß auf den gegenüberstehenden kleineren eine starke Hemmwirkung aus, die sich einmal auf dessen Gesamtwachstum erstreckt und zum anderen das Blattwachstum auf der adaxialen Flanke stark herabsetzt.

In der *2. Versuchsgruppe* entfernten wir an *alten, wurzelarmen Nodien* je ein Stützblatt. Dabei fanden wir folgende Durchschnittswerte: Achselsprosse mit Tragblatt $DW_2 = 1{:}1{,}72$; Sproßlänge = 25,4; Achselsprosse ohne Tragblatt $DW_2 = 1:1{,}46$; Sproßlänge = 59,8. Das Versuchsergebnis zeigt, daß sich auch in dieser Versuchsgruppe wurzelarme alte Nodien im Prinzip nicht von bewurzelten alten unterschieden. Nur der Hemmungsgrad war etwas geringer.

Der gleiche Versuch wurde in der 3. Versuchsgruppe an *jungen, bewurzelten Nodien* wiederholt. An diesen hemmten die Tragblätter ebenfalls das Austreiben der eigenen Achselknospen. Auch hier waren die kleineren Sprosse bedeutend stärker anisophyll als die größeren (Achselsprosse mit Tragblatt: $DW_2 = 1{:}1{,}99$; Sproßlänge = 21,2; Achselsprosse ohne Tragblatt: $DW_2 = 1:1{,}42$; Sproßlänge = 62,1).

Überraschend waren die Ergebnisse der *4. Versuchsgruppe* mit *jungen, wurzelarmen Nodien* (Tabelle 4).

Tabelle 4. *Junge, wurzelarme Nodien mit einem Tragblatt*

Erklärung der Akbürzungen s. Tabelle 1.

Nr.	Achselsproß mit Tragblatt				Achselsproß ohne Tragblatt			
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	49	28	37	1:1,32	30	19	27	1:1,42
2	56	34	43	1:1,26	34	20	29	1:1,45
3	60	35	47	1:1,34	39	22	32	1:1,45
4	43	26	34	1:1,31	23	13	18	1:1,39
5	41	21	29	1:1,38	25	15	22	1:1,47
DW_1	49,8	28,8	38	*1:1,322*	30,2	17,8	25,6	*1:1,44*
DW_2	50,4	27,5	36,3	**1:1,32**	29,2	19,7	29,2	**1:1,48**

Wie aus der Tabelle 4 hervorgeht, erreichten die Achselsprosse *mit* Tragblatt etwa die gleiche Länge wie bei Exemplaren mit beiden Blättern (vgl. Tabelle 1 und 2); sie waren etwa doppelt so groß wie bei den 3 anderen Gruppen des 2. Hauptversuches. Die Anisophyllie dagegen war sehr stark herabgesetzt. Der Achselsproß *ohne* Tragblatt war viel kürzer als der bewurzelter junger Internodien, die Anisophyllie dagegen etwa die gleiche. Die Deutung dieses Ergebnisses ist offenbar darin zu suchen, daß hier 2 Faktoren wirksam sind. Erstens wird, wie im Versuch mit beiden jungen Tragblättern die Anisophyllie durch die Wurzelarmut verringert, andererseits die Sproßlänge gefördert. Beides sehen wir aber nur am Achselsproß *mit* Tragblatt. Am blattlosen Achselsproß bleibt diese Wirkung aus. Daraus folgt, daß die Hemmwirkung des jungen Tragblattes, die an sich den Achseltrieb kurz hält und die Anisophyllie fördert, nur dann wirksam wird, wenn Wurzeln vorhanden sind, d. h., man wird annehmen können, daß die jungen Blätter von der Wurzel her einen Stoff erhalten, der im Blatt zu einem Hemmstoff wird. Ohne Tragblatt bleibt der Wurzelfaktor wirkungslos. Die Hemmung des zweiten Achselsprosses (ohne Tragblatt) und die Förderung seiner Anisophyllie wird jetzt durch einen zweiten Faktor bewirkt, nämlich durch die starke Entwicklung des Achselsprosses der Gegenseite (mit Tragblatt).

Im *3. Hauptversuch* sollte dieses verschiedene Verhalten der Stützblätter weiter untersucht werden. Um den eventuell störenden Einfluß des gegenüberstehenden Achseltriebes auszuschalten, entfernten wir an jedem Nodium nicht nur ein Tragblatt, sondern auch dessen Achselknospe (Abb. 2).

In der *1. und 2. Versuchsgruppe* wurden wieder *alte, bewurzelte* und *wurzelarme Nodien* verwendet (Tabelle 5).

Wie Tabelle 5 erkennen läßt, bestand zwischen bewurzelten und wurzelarmen alten Nodien wiederum kein nennenswerter Unterschied.

In beiden Fällen war jedoch die Anisophyllie des verbliebenen Achseltriebes stark vermindert. Der Grund hierfür dürfte in dem Wegfall der Hemmung der adaxialen Flanke durch den gegenüberstehenden Achselsproß liegen. Die Sproßlängen waren in beiden Fällen fast gleich (DW_2 37,1 und 38,5).

Die *3. und 4. Versuchsgruppe* enthielten *junge, bewurzelte* und *wurzelarme Nodien*. Es ergaben sich folgende Durchschnittswerte: für bewurzelte Nodien $DW_2 = 1:1{,}16$; für wurzelarme Nodien $DW_2 = 1:1{,}43$. Vergleichen wir das Ergebnis mit dem des vorhergehenden Hauptversuches, so zeigt sich, daß die Anisophyllie bei *bewurzelten* Exemplaren sehr stark abgenommen hat (von 1:1,99 auf 1:1,16). Es herrscht fast Isophyllie (Abb. 2). Bei *unbewurzelten* Nodien steigt die Anisophyllie leicht an (von 1:1,32 auf 1:1,43). Daraus ergibt sich, daß die Anisophyllie bei bewurzelten Exemplaren, die noch den zweiten Achselsproß besitzen, im wesentlichen durch diesen bewirkt wurde; aber auch er kann nur wirken, wenn Wurzeln vorhanden sind, woraus folgt, daß er einen Hemmfaktor von den Wurzeln erhält. Dieser wirkt dann wohl über die jungen Blätter dieses Achselsprosses.

Abb. 2. *Coleus hybridus.* Junges, bewurzeltes Nodium; ein Tragblatt und dessen Achselknospe bei Versuchsbeginn entfernt. Die Ungleichblättrigkeit des verbliebenen Achselsprosses ist stark vermindert. (Nach Versuchsmaterial)

Tabelle 5. *Alte, bewurzelte und wurzelarme Nodien*

Ein Tragblatt und dessen Achselknospe entfernt. (Erklärung der Abkürzungen s. Tabelle 1).

Nr.	Bewurzelte Nodien			Wurzelarme Nodien		
	ad	ab	Verhältnis ad:ab	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	28	33	1:1,18	24	30	1:1,25
2	26	32	1:1,23	17	21	1:1,23
3	18	23	1:1,28	22	29	1:1,32
4	22	28	1:1,27	18	23	1:1,28
5	19	23	1:1,21	16	21	1:1,31
DW_1	22,6	27,8	*1:1,23*	19,4	24,8	*1:1,28*
DW_2	20,8	25,8	**1:1,24**	19,2	24,4	**1:1,27**

Die stärkste Anisophyllie (1:1,43) an dem Achseltrieb junger, wurzelarmer Nodien, bei denen die zweite Achselknospe entfernt war (Hauptversuch 3, Gruppe 4), erklärt sich daraus, daß hier nicht nur die

Hemmung der *ad*axialen Seite, sondern auch der hemmende Einfluß des Stützblattes auf die *ab*axiale Flanke wegfällt. Das hat zur Folge, daß das abaxiale Blatt relativ größer wird.

Im *4. Hauptversuch* entfernten wir an 5—7 cm großen Jungpflanzen (Sämlinge oder Stecklinge) sämtliche Blätter und Achselknospen bis auf ein Blatt und die Spitzenknospe. Bei Versuchsbeginn hatten die in der gleichen Orthostiche wie das belassene Blatt stehenden jungen Blättchen der Apikalknospe eine Größe von 1—2 mm. Wir untersuchten nun wieder an bewurzelten und wurzelarmen Pflanzen den

Tabelle 6. *Bewurzelte und wurzelarme Jungpflanzen*

An den (isophyllen) Haupttrieben nur ein Blatt und die Spitzenknospe belassen. I = neues Blatt über dem entfernten Blatt (im Verhältnis gleich 1 gesetzt), II = neues Blatt über dem belassenen Blatt (DW_1 und DW_2 wie in Tabelle 1).

Nr.	Bewurzelte Jungpflanzen			Wurzelarme Jungpflanzen		
	I	II	Verhältnis ad:ab	I	II	Verhältnis ad:ab
1	38	28	1:0,737	14	15	1:1,07
2	32	24	1:0,75	21	24	1:1,14
3	28	18	1:0,644	17	18,5	1:1,09
4	32	20	1:0,626	18	20	1:1,11
5	27	15	1:0,556	19	22	1:1,16
DW_1	31,4	21	*1:0,66*	17,8	19,9	*1:1,11*
DW_2	31	19,1	**1:0,615**	16,8	18,75	**1:1,115**

Einfluß des belassenen Blattes auf das in derselben Orthostiche darüber stehende Blatt (Tabelle 6).

Auch dieser Versuch bestätigte die Hemmwirkung junger Blätter an bewurzelten Pflanzen und den Wegfall dieser Hemmung an wurzelarmen Pflanzen. An Pflanzen mit Wurzeln machte sich die beobachtete Hemmung bereits bemerkbar, wenn von dem Blattpaar unterhalb der Apikalknospe ein Blatt zur Hälfte entfernt wurde (Abb. 3).

Aus Vorstehendem wird nun auch verständlich, warum die Stärke der Anisophyllie bei Seitentrieben von *Coleus hybridus* von der Basis zur Spitze abnimmt. Die von der Hauptachse auf die Seitenachsen oder von einem Seitensproß auf den gegenüberstehenden ausgeübte epitone Hemmung ist stets an der Basis am stärksten. Mit zunehmender Entfernung von der Basis macht sich in steigender Weise die beobachtete Blatthemmung bemerkbar, derzufolge die größeren abaxialen Blätter die in der gleichen Orthostiche darüberstehenden stärker hemmen als die kleineren adaxialen Blätter ihre darüberbefindlichen. Es wird gewissermaßen eine Art von „Ausgleichsreaktion" eingeleitet, die schließlich, von einer bestimmten Größe der Seitentriebe an, die epitone Hemmung kompensiert und zur Aufhebung der lateralen Anisophyllie führt. Wird

die Ursache der epitonen Hemmung beseitigt, z. B. durch eine Entfernung des gegenüberstehenden Achselsprosses, so erfolgt der Ausgleich noch schneller, oft schon im 2. oder 3. medianen Blattpaar.

Die „Ausgleichsreaktion" trat auch dann auf, wenn ein stark ungleichblättriger Seitentrieb isoliert und in der ursprünglichen Schräglage als Steckling weiterkultiviert wurde (Tabelle 7).

Im Normalfall, also an intakten, unbehandelten Pflanzen, wird der Ausgleich der Anisophyllie von zunehmend orthotropem Wachstum der Seitenachsen begleitet. Wie der vorstehende Versuch zeigte, stellt das

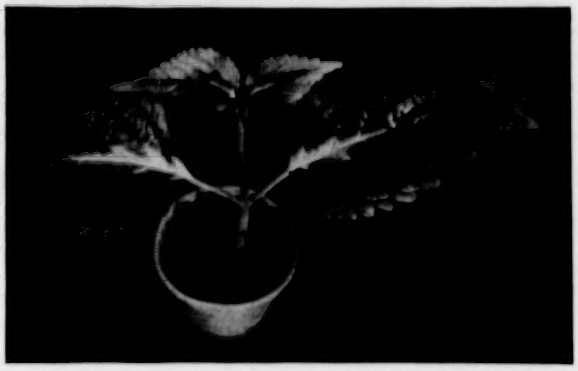


Abb. 3. *Coleus hybridus.* Bewurzelte Jungpflanze. Bei Versuchsbeginn wurde ein Blatt des Blattpaares unter der Spitzenknospe zur Hälfte entfernt. Von den in der gleichen Orthostiche darüber gebildeten Blättern wurde das über dem intakten Blatt befindliche stärker gehemmt als das gegenüberstehende

orthotrope Wachstum jedoch keine Voraussetzung für das Isophyllwerden der Seitensprosse dar, es scheint vielmehr ein von dem beschriebenen Ausgleichsmechanismus unabhängiger Vorgang zu sein.

Tabelle 7. *Isolierter, bewurzelter Seitensproß, in ursprünglicher Schräglage weiterkultiviert*

ad = adaxial; ab = abaxial.

		Ursprünglich ad	Ursprünglich ab	Verhältnis ad:ab
1	Medianes Blattpaar (unten)	16	56	1:3,50
2	Medianes Blattpaar (unten)	43	68	1:1,58
3	Medianes Blattpaar (unten)	31	37	1:1,19
4	Medianes Blattpaar (unten)	20	19	1:0,95
5	Medianes Blattpaar (unten)	8,5	9	1:1,058

Als Anhang zu Abschnitt b) führen wir noch folgende Beobachtung an, die sich bei einer Variante des 2. Hauptversuches ergab. Anstelle der Entfernung eines der beiden Tragblätter wurde eines mit schwarzem Papier verdunkelt. Leider konnten derartige Versuche nicht über längere Zeit fortgeführt werden, da bereits nach wenigen Tagen die verdunkelten

Stützblätter abgeworfen wurden. Insgesamt zeigte sich jedoch: Verdunkeln der Tragblätter hatte dieselbe Wirkung wie Entfernen, d. h. die blatt- und knospenhemmende Wirkung alter und junger Tragblätter an bewurzelten Nodien und auch die knospenfördernde Wirkung junger Tragblätter an wurzelarmen Nodien sind mit großer Wahrscheinlichkeit lichtabhängige Vorgänge.

c) Pfropfversuche. Die folgenden Versuche sollten zur Klärung der Frage beitragen, ob die von den Sprossen bei Anwesenheit der Spitzenknospen und der Wurzeln ausgehende Hemmung auch über feuchte

Tabelle 8. *Isophylle Haupttriebe, die unterhalb des obersten Blattpaares entblättert und unter dem belassenen Blattpaar an einer entrindeten Stelle verbunden wurden*

a = Blätter der Außenseite; i = Blätter der Innenseite. Für die Verhältnisse wurde die Länge der Außenblätter gleich 1 gesetzt.

Nr.	Linker Sproß			Rechter Sproß		
	a	i	Verhältnis a:i	a	i	Verhältnis a:i
1	34	25	1:0,735	31	24	1:0,775
2	26	21	1:0,81	29	22	1:0,76
3	32	24	1:0,75	28	20	1:0,715
4	30	23	1:0,77	31	23	1:0,74
5	22	18	1:0,82	24	19	1:0,79
DW	28,8	22,2	*1:0,777*	28,6	21,6	*1:0,756*

Schnittflächen und über verwachsene Pfropfstellen geleitet wird, und welchen Einfluß sie auf die Ausbildung der lateralen Anisophyllie von *Coleus hybridus* ausübt.

Im 1. Versuch dieses Abschnittes wurden (isophylle) Hauptsprosse unterhalb des obersten Blattpaares entblättert und je 2 von ihnen, nach Entfernung einer 1 mm dicken und 2 cm langen Rindenschicht, dicht unter dem belassenen Blattpaar durch eine Bastwicklung fest mit den entrindeten Stellen aufeinandergepreßt (Tabelle 8).

Aus der Tabelle 8 wird deutlich, daß die an der Spitze der beiden Sprosse neugebildeten Blätter an den einander zugekehrten Flanken einer deutlichen Hemmung unterlagen; die ursprünglich isophyllen Haupttriebe wurden anisophyll, wenn auch nicht in demselben Ausmaße wie Seitensprosse, denn hier fehlt ja die Anlegung der Ungleichblättrigkeit in der Embryonalphase. Die beobachtete Hemmwirkung trat auch dann auf, wenn die beiden Haupttriebe nicht miteinander verwachsen waren; sie war allerdings etwas schwächer.

Für den 2. Versuch dieses Abschnittes verwendeten wir dekapitierte Hauptsproßstücke mit nur einem alten Blattpaar. Bei Versuchsbeginn wurde eines der Stützblätter entfernt und auf der gleichen Seite unterhalb der Ansatzstelle des Blattstiels ein junger (isophyller) Sproß mit

Spaltschnitt eingepfropft. Tabelle 9 und Abb. 4 lassen erkennen, daß die von dem eingepfropften Trieb ausgehende Hemmung in apikaler Richtung stärker ist als die des belassenen Tragblattes: der Achselsproß des entfernten Stützblattes ist kleiner und fast isophyll, der Achseltrieb des belassenen Tragblattes dagegen größer und normal anisophyll. Der ursprünglich isophylle eingepfropfte Sproß wurde von dem über ihm austreibenden Achselsproß an der jetzt adaxialen Seite gehemmt.

Die Durchschnittswerte der ersten, nach der Pfropfung neugebildeten, medianen Blattpaare der ursprünglich isophyllen, eingepfropften Sprosse waren: ad = 16,8, ab = 21,2, Verhältnis = 1:1,26.

Wie bereits erwähnt, trat bei den angeführten Versuchen eine Hemmung auch ohne Verwachsung der Pfropfstellen auf. Nach erfolgter Gewebeverbindung stieg der Hemmeinfluß an. Dies zeigte besonders deutlich der 3. Pfropfversuch. An bewurzelten Sproßabschnitten mit einem Blattpaar wurde seitlich, d. h. an einer blattfreien Flanke, ein etwa 10 cm langer, intakter Trieb eingepfropft. Unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen im Gewächshaus trat eine Verwachsung erst nach

Abb. 4. *Coleus hybridus.* Bewurzelter Hauptsproßabschnitt mit einem alten Blattpaar. Bei Versuchsbeginn wurde ein Tragblatt entfernt und unterhalb der Ansatzstelle des Blattstiels ein junger, isophyller Trieb eingepfropft. Man beachte die Hemmung des Gesamtwachstums und der abaxialen Flanke des Achselsprosses ohne Tragblatt sowie die beginnende Anisophyllie des eingepfropften Triebes. (Nach Versuchsmaterial)

Tabelle 9. *Bewurzelte Hauptsproßstücke mit einem alten Blattpaar. Ein Tragblatt bei Versuchbeginn entfernt und an der gleichen Seite unterhalb des Blattstieles ein junger Sproß auf Spalt gepfropft*

Erklärung der Abkürzungen s. Tabelle 1.

Nr.	Achselsproß mit Tragblatt				Achselsproß ohne Tragblatt			
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	56	21	34	1:1,62	27	15	17	1:1,13
2	49	19	30	1:1,58	25	14	15	1:1,07
3	45	17	26	1:1,53	25	14	15,5	1:1,11
4	51	22	35	1:1,59	30	21	23	1:1,09
5	39	16	24	1:1,50	23	13	14	1:1,077
DW	*48*	19	29,8	**1:1,56**	*26*	15,4	16,9	**1:1,095**

längerer Zeit (2 Wochen) ein. Die Achselknospen dieser Sproßstücke bildeten Triebe, an denen nicht nur die medianen Blattpaare anisophyll waren, sondern auch die transversalen, und zwar in der Weise, daß die Blätter an der dem eingepfropften Sproß zugewandten Seite durch diesen gehemmt wurden. Das Verhältnis der Längen der gehemmten und der gegenüberstehenden Transversalblätter betrug im Durchschnitt bei 5 Pfropfversuchen 18,5:24,4 = 1:1,32. Unter geeigneten Bedingungen (über 90% relative Luftfeuchtigkeit, bei Kultur unter großen Glasglocken) erfolgte eine so schnelle Verwachsung der beiden Schnittflächen, daß die Achselknospen der 2 Tragblätter auch nach 4—5wöchiger Versuchsdauer noch überhaupt nicht ausgetrieben waren; sie verharrten im Zustand der „ruhenden Knospen" intakter Pflanzen. Zusammenfassend ergibt sich aus den Pfropfversuchen: der in bewurzelten Sprossen vorhandene Hemmfaktor wird über feuchte Schnittflächen, besser noch über verwachsene Pfropfstellen geleitet, und zwar basi- und akropetal. Er wirkt am stärksten auf den einander zugekehrten Sproßflanken, also auf die an diesen Flanken stehenden Organe (Knospen und Blätter).

3. Der Einfluß zusätzlich zugeführter Wirkstoffe auf die Ausbildung der lateralen Anisophyllie bei Coleus hybridus

Aus den bisher mitgeteilten Versuchen an nicht mit Wirkstoffen behandelten Pflanzen und auch aus den Untersuchungsergebnissen DOSTÁLS geht eindeutig die große Bedeutung der korrelativen Beziehungen verschiedener Pflanzenorgane auf die Ausbildung der Ungleichblättrigkeit hervor. Wir wiesen bereits in dem Abschnitt über die Ursachen der Anisophyllie darauf hin, daß Wirkstoffe an diesen Korrelationen entscheidend beteiligt sind. Die folgenden Versuche dienten dazu, um an unserem Versuchsobjekt die Frage nach der Beteiligung von Wirkstoffen an den geschilderten Wechselbeziehungen näher zu untersuchen.

Wie Vorversuche ergaben, müssen bei einer direkten Behandlung mit Wirkstoffen die anisophyllen Blätter erst eine bestimmte Mindestgröße erreicht haben, bevor eine verläßliche Zuführung technisch möglich ist. Diese Möglichkeit tritt bei unserem Versuchsobjekt aber erst 1—2 Wochen nach Beginn der Streckungsphase der Seitenknospen ein. Wir führten deshalb in den folgenden Versuchen die Wirkstoffe den medianen Blättern nicht direkt, sondern indirekt auf dem Weg über ihre Tragblätter zu. Auf diese Weise konnte die Ausbildung der Anisophyllie bereits von Beginn der Streckungsphase an beeinflußt werden. Alle Wirkstoffversuche wurden an aus Samen gezogenen Jungpflanzen (Nodien) durchgeführt, und zwar wieder in 2 Gruppen: an bewurzelten und wurzelarmen Nodien. Die Wirkstoffzuführung erfolgte nach der beschriebenen Wattebausch-Methode. Jede Versuchsreihe bestand aus

Tabelle 10. *Isolierte, bewurzelte Nodien; ein Tragblatt mit β-Indolylessigsäure 10^{-9} g/cm³ behandelt*

a = Achselsprosse mit unbehandelten Tragblättern,
b = Achselsprosse mit behandelten Tragblättern;
Sl = Sproßlänge, ad = adaxiale Blätter, ab = abaxiale Blätter;
DW_1 = Durchschnittswerte der vorliegenden Versuchsreihe (5 Pflanzen),
DW_2 = Durchschnittswerte aller 3 Versuchsreihen mit insgesamt 15 Pflanzen.

Nr.	a — ohne IES				b — mit IES				
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Verhältnis ab:ad
1	38	23	32	1:1,39	27	15	11	1:0,735	1:1,36
2	35	21	28	1:1,33	26	14	11,5	1:0,82	1:1,21
3	29	17	23	1:1,35	21	17	13	1:0,765	1:1,30
4	36	22	28	1:1,27	35	23	24	1:1,04	1:0,96
5	32	18	24	1:1,33	23	18	14	1:0,78	1:1,28
DW_1	34	20,2	27	*1:1,33*	26,4	17,4	14,7	*1:0,828*	*1:1,22*
DW_2	*35,2*	20,4	26,9	**1:1,32**	*25,8*	19,5	16	**1:0,82**	

3 Gruppen zu je 5 Pflanzen. (Unbehandelte Kontrollen s. 3. und 4. Versuchsgruppe des 1. Hauptversuches mit isolierten Nodien.)

a) Versuche mit β-Indolylessigsäure (IES). In den Versuchen mit IES verwendeten wir Konzentrationen von 10^{-3} bis 10^{-9} g/cm³. Der *1. Hauptversuch* wurde an *bewurzelten Nodien* durchgeführt (Tabelle 10 und 11).

Tabelle 11. *Isolierte, bewurzelte Nodien; je ein Tragblatt mit IES 10^{-9} bis 10^{-3} g/cm³ behandelt*

Angeführt sind jeweils die Durchschnittswerte aus 3 Versuchsreihen (15 Pflanzen). Abkürzungen s. Tabelle 10.

a — ohne IES		b — mit IES		IES-Konzentrationen (g/cm³)
Sl	Verhältnis ad:ab	Sl	Verhältnis ad:ab	
35,2	1:1,32	25,8	1:0,82	10^{-9}
35	1:1,81	16,6	1:0,445	10^{-8}
36,8	1:1,47	24,2	1:0,63	10^{-7}
30,8	1:1,55	26,2	1:1,15	10^{-6}
26	1:1,69	10,5	1:0,68	10^{-5}
5	1:2,23	Totalhemmung		10^{-4}
Toxische Wirkung				10^{-3}

Das überraschende Ergebnis des geschilderten Versuchs war die Hemmung der Achselknospen bzw. -sprosse der behandelten Tragblätter und die Umkehrung der Anisophyllie an diesen Trieben durch die im Förderungsbereich liegende, meist aber an Sprossen unwirksame IES-Konzentration von 10^{-9} g/cm³ (Tabelle 10). Mit IES waren die Triebe kürzer, ihre abaxialen Blätter kleiner! Wir geben nun eine Übersicht über die Gesamtversuche aller Konzentrationen.

Wie Tabelle 11 erkennen läßt, hemmte die physiologische Konzentration von 10^{-8} g/cm³ in noch stärkerem Maße das Wachstum der Achseltriebe und das der *ab*axialen Blätter auf der Seite der behandelten

Tragblätter; hier lag das Maximum der Hemmung. IES 10^{-7} g/cm³ wirkte ähnlich, nur etwas schwächer. Die Konzentration 10^{-6} g/cm³ besaß nur noch eine schwach wachstumshemmende Wirkung, wobei die Anisophyllie wieder anstieg, so daß sich bei dieser Konzentration die behandelte und die unbehandelte Seite ähnlich verhielten (Längen 30,8 und 26,2, Anisophyllieverhältnis 1 : 1,55 und 1 : 1,15). Bei IES 10^{-5} stieg die Hemmwirkung wieder an und führte erneut zu einer Umkehr der Ungleichblättrigkeit an den Achselsprossen der mit der Wuchsstofflösung behandelten Tragblätter. Die IES-Konzentration 10^{-4} g/cm³ bewirkte eine totale Hemmung der Achselknospen der behandelten Stützblätter. Die gegenüberliegenden Achselknospen waren ganz schwach ausgetrieben, und ihre ersten medianen Blattpaare wiesen eine starke, normal hypotone Anisophyllie auf (DW_2 = 1 : 2,23). Hier hatte also die Hemmung auf die Gegenseite übergegriffen. Gleichzeitig trat an der Nodienseite und am Stiel des behandelten Tragblattes Wurzelentwicklung auf. IES 10^{-3} wirkte toxisch.

Tabelle 12. *Isolierte, wurzelarme Nodien; je ein Tragblatt mit IES 10^{-9} bis 10^{-3} g/cm³ behandelt*

Akbürzungen s. Tabelle 10.

a — ohne IES		b — mit IES		IES-Konzentrationen (g/cm³)
SI	Verhältnis ad:ab	SI	Verhältnis ad:ab	
24,8	1:1,41	26	1:1,39	10^{-9}
23	1:1,43	31,2	1:1,45	10^{-8}
19,6	1:1,46	42,4	1:1,51	10^{-7}
25,4	1:1,405	25,8	1:1,42	10^{-6}
22,5	1:1,55	13,8	1:1,33	10^{-5}
8	1:2,15	1,5	—	10^{-4}
Toxische Wirkung				10^{-3}

Tabelle 13. *Isolierte, bewurzelte Nodien; ein Tragblatt mit Cumarin 10^{-8} bis 10^{-3} g/cm³ behandelt*

In der Tabelle sind für jede Konzentration die Durchschnittswerte aus 3 Versuchsreihen (3 × 5 Pflanzen) angeführt. Abkürzungen s. Tabelle 10.

a — ohne Cumarin		b — mit Cumarin		Cumarin-Konzentrationen (g/cm³)
SI	Verhältnis ad:ab	SI	Verhältnis ad:ab	
33,4	1:1,57	33,6	1:1,58	10^{-8}
35	1:1,65	34,7	1:1,67	10^{-7}
34,2	1:1,48	27,5	1:1,73	10^{-6}
27,8	1:1,52	19	1:1,35	10^{-5}
22,4	1:1,94	9,5	1:1,07	10^{-4}
Toxische Wirkung				10^{-3}

Im *2. Hauptversuch* behandelten wir junge, aber *wurzelarme Nodien* mit den gleichen IES-Lösungen. Im Gegensatz zu den *bewurzelten Nodien* wurde die Anisophyllie auf der mit IES 10^{-9} bis 10^{-5} behandelten Seite *nicht* herabgesetzt, wie die Durchschnittswerte aus den 3 Versuchsreihen (15 Pflanzen) erkennen lassen (Tabelle 12). Auch die Trieblängen waren ganz anders beeinflußt. 10^{-4} hemmte wieder beide Seiten.

Durch die Konzentrationen 10^{-8} und 10^{-7} g/cm³ wurde das Wachstum der Triebe gefördert, 10^{-5} g/cm³ und 10^{-4} g/cm³ hemmten, während 10^{-6} g/cm³ ohne sichtbaren Einfluß blieb.

Tabelle 14. *Isolierte, wurzelarme Nodien; ein Tragblatt mit Cumarin 10^{-8} g/cm³ behandelt*

Abkürzungen s. Tabelle 10.

Nr.	a — ohne Cumarin				b — mit Cumarin			
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab
1	27	16	24	1:1,50	19	16	15	1:0,94
2	24	12	19	1:1,58	16	12	12,5	1:1,04
3	25	13	21	1:1,615	18	14,5	16	1:1,11
4	28	15,5	24	1:1,55	19	16,5	16	1:0,97
5	25	14	22	1:1,57	17	14	13	1:0,93
DW_1	25,8	14,1	22	*1:1,56*	17,8	14,6	14,5	*1:0,998*
DW_2	*25,2*	14,6	22,9	**1:1,57**	*17,6*	14,2	13,9	**1:0,98**

Auf das verschiedene Verhalten bewurzelter und wurzelarmer Nodien gegenüber physiologischen IES-Konzentrationen kommen wir in der Diskussion ausführlich zu sprechen. Hier sei nur angedeutet, daß wieder ein Wurzelfaktor über das Blatt eine Hemmung bewirkt.

b) Versuche mit Cumarin. Im *3. Hauptversuch mit Wirkstoffen* wurde je ein Tragblatt *bewurzelter, junger Nodien* nach der Wattebausch-Methode mit Cumarin behandelt. Es kamen die Konzentrationen 10^{-8} bis 10^{-3} g/cm³ zur Anwendung (Tabelle 13).

Tabelle 15. *Isolierte, wurzelarme Nodien; ein Tragblatt mit Cumarin 10^{-8} bis 10^{-3} g/cm³ behandelt*

In der Tabelle sind für jede Konzentration die Durchschnittswerte aus 3 Versuchsreihen (3 × 5 Pflanzen) angeführt. Abkürzungen s. Tabelle 10.

a — ohne Cumarin		b — mit Cumarin		Cumarin-Konzentrationen (g/cm³)
Sl	Verhältnis ad:ab	Sl	Verhältnis ad:ab	
25,2	1:1,57	17,6	1:0,98	10^{-8}
27	1:1,70	11,8	1:0,52	10^{-7}
26,1	1:1,45	21,3	1:1,32	10^{-6}
25,5	1:1,65	17,8	1:0,85	10^{-5}
21,9	1:1,86	8,5	1:0,49	10^{-4}
Toxische Wirkung				10^{-3}

Aus der vorstehenden Tabelle 13 ist ersichtlich, daß niedere Cumarin-Konzentrationen das Wachstum und die Anisophyllie der Seitentriebe an bewurzelten Nodien nicht oder wenig (bei 10^{-6}) beeinflußten. Die eigene oder direkte Hemmwirkung des Cumarins begann erst bei der Konzentration von 10^{-5} g/cm³, um bei 10^{-4} g/cm³ das Maximum zu erreichen und bei 10^{-3} g/cm³ in eine letale Wirkung umzuschlagen. Der hemmende Einfluß stärkerer Cumarin-Dosen erstreckte sich offensichtlich sowohl auf das Gesamtwachstum der Achselsprosse an der Seite der behandelten Tragblätter, als auch auf das Wachstum der abaxialen Blätter an diesen Seitentrieben.

Im *4. Hauptversuch* behandelten wir *wurzelarme, junge Nodien* in gleicher Weise und mit denselben Cumarin-Lösungen wie im 3. Hauptversuch (Tabellen 14 und 15).

Die Tabellen 14 und 15 lassen erkennen, daß im Gegensatz zu früher nunmehr schwache Cumarin-Lösungen (10^{-8} und 10^{-7} g/cm³), auf eines der beiden Tragblätter gebracht, das Wachstum der Achselknospe des behandelten Stützblattes erheblich hemmten. Die Hemmwirkung erstreckte sich aber auch im besonderen auf die abaxialen Blätter der gehemmten Seitensprosse. Das hatte zur Folge, daß die Anisophyllie aufgehoben oder bei 10^{-7} g/cm³ sogar umgekehrt war. Cumarin 10^{-6} g/cm³ übte nur eine geringe Hemmwirkung auf das Wachstum der Seitentriebe an der Seite der behandelten Tragblätter aus und verminderte die Ungleichblättrigkeit kaum oder höchstens schwach. Bei der Konzentration 10^{-5} g/cm³ stieg der Hemmungsgrad wieder an, und zwar sowohl in bezug auf das Wachstum der Achselsprosse der behandelten Stützblätter als auch hinsichtlich der Entwicklung der abaxialen Blätter an diesen Achseltrieben. Die Konzentration 10^{-4} g/cm³ hemmte das Wachstum der Achselsprosse in starkem Maße und führte durch Hemmung der abaxialen Blätter zur Umkehrung der normalen, hypotonen Anisophyllie. Cumarin 10^{-3} g/cm³ besaß wiederum toxische Wirkung. Wie sich alle diese Cumarinwirkungen erklären lassen, kann wieder erst in der Diskussion erläutert werden.

c) Kombinationsversuche mit Indol-3-Essigsäure und Cumarin. In dieser Versuchsgruppe behandelten wir auf die gleiche Weise wie in den vorhergehenden Versuchen bewurzelte und wurzelarme, junge Nodien mit kombinierten IES- und Cumarin-Lösungen in den Konzentrationen $10^{-8} + 10^{-8}$, $10^{-7} + 10^{-7}$ und $10^{-6} + 10^{-6}$ g/cm³ (Tabellen 16—19). Die *1. Versuchsreihe* enthielt *bewurzelte Nodien* (Tabellen 16 und 17).

Aus den Tabellen 16 und 17 ist ersichtlich, daß die Kombination physiologischer IES- und Cumarin-Lösungen (10^{-8} bis 10^{-7}) auf je ein Tragblatt junger, *bewurzelter Nodien* gebracht, das Wachstum der Achselsprosse der behandelten Stützblätter hemmte und die normale, hypotone Anisophyllie an den Achseltrieben dieser Tragblätter umkehrte. Dabei

Tabelle 16. *Isolierte, bewurzelte Nodien; ein Tragblatt mit IES 10^{-8} + Cumarin 10^{-8} g/cm³ behandelt*

Abkürzungen s. Tabelle 10.

Nr.	a — unbehandelt				b — behandelt				
	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Verhältnis ab:ad
1	33	14	27	1:1,93	14	12	4	1:0,334	1:3,0
2	37	17	32	1:1,88	15	12	5	1:0,416	1:2,4
3	30	12	25	1:2,08	12	10	3,5	1:0,35	1:2,85
4	37	17	33	1:1,94	14	12	4,5	1:0,375	1:2,66
5	32	13	25	1:1,92	13	11,5	4	1:0,348	1:2,87
DW_1	33,8	14,6	28,4	*1:1,95*	13,6	11,5	4,2	*1:0,365*	*1:2,76*
DW_2	*32,9*	15,1	29,7	**1:1,97**	12,4	10,5	3,8	**1:0,38**	

Tabelle 17. *Isolierte, bewurzelte Nodien; ein Tragblatt mit Kombinationslösungen von IES und Cumarin behandelt*

In der Tabelle sind für jede Lösungskombination die Durchschnittswerte aus 3 Versuchsreihen (3×5 Pflanzen) angeführt. Abkürzungen s. Tabelle 10.

a — ohne Cumarin		b — mit Cumarin			IES- + Cumarin-Konzentrationen (g/cm³)
Sl	Verhältnis ad:ab	Sl	Verhältnis ad:ab	Verhältnis ab:ad	
32,9	1:1,97	12,4	1:0,38	1:2,63	$10^{-8} + 10^{-8}$
33,6	1:1,72	18,5	1:0,58	1:1,72	$10^{-7} + 10^{-7}$
35	1:1,52	25,2	1:1,18	1:0,85	$10^{-6} + 10^{-6}$

entfaltete die Kombination von IES 10^{-8} + Cumarin 10^{-8} g/cm³ die stärkste Hemmwirkung. Setzt man hier das *ab*axiale Blatt = 1, so ergibt sich das Verhältnis $DW_2 = 1:2{,}63$. IES 10^{-6} + Cumarin 10^{-6} g/cm³ wiesen dagegen nur einen geringeren hemmenden Einfluß auf und näherte sich dem Normalverhältnis. Interessant war das Verhalten *wurzelarmer Nodien* gegenüber den Kombinationslösungen: *2. Versuchsreihe* (Tabellen 18 und 19).

Tabelle 18. *Isolierte, wurzelarme Nodien; ein Tragblatt mit IES 10^{-8} + Cumarin 10^{-8} g/cm³ behandelt*

Abkürzungen s. Tabelle 10.

a — unbehandelt					b — behandelt				
Nr.	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Sl	ad	ab	Verhältnis ad:ab	Verhältnis ab:ad
1	27	15	25	1:1,67	16	14	13	1:0,93	1:1,07
2	24	13	22	1:1,69	14	12,5	11,5	1:0,92	1:1,08
3	27	15	26	1:1,73	17	15	13	1:0,87	1:1,15
4	23	12,5	21	1:1,68	13	11	9	1:0,82	1:1,22
5	25	13	21	1:1,62	15	12	11,5	1:0,96	1:1,04
DW_1	25,2	13,7	23	*1:1,68*	15	12,9	11,6	*1:0,90*	1:1,11
DW_2	*25,7*	13,3	22,1	**1:1,66**	15,6	12,9	11,7	**1:0,91**	1:1,10

Tabelle 19. *Isolierte, wurzelarme Nodien; ein Tragblatt mit Kombinationslösungen von IES und Cumarin behandelt*

In der Tabelle sind für jede Lösungskombination die Durchschnittswerte aus 3 Versuchsreihen (3×5 Pflanzen) angeführt. Abkürzungen s. Tabelle 10.

a — unbehandelt		b — behandelt			IES- + Cumarin-Konzentrationen (g/cm³)
Sl	Verhältnis ad:ab	Sl	Verhältnis ad:ab	Verhältnis ab:ad	
25,7	1:1,66	15,6	1:0,91	1:1,10	$10^{-8} + 10^{-8}$
22,9	1:1,81	8,1	1:0,49	1:2,04	$10^{-7} + 10^{-7}$
26,5	1:1,39	25,4	1:1,29	1:0,77	$10^{-6} + 10^{-6}$

Die Tabellen 18 und 19 zeigen deutlich die Hemmwirkung von kombinierten, physiologischen IES- und Cumarin-Lösungen (10^{-8} und

10^{-7}) bei *wurzelarmen Nodien*. IES 10^{-7} + Cumarin 10^{-7} g/cm³ besaßen die stärkste Wirksamkeit. Gehemmt wurden wieder die Achselknospen der behandelten Stützblätter und die *ab*axialen Blätter an den gehemmten Achseltrieben, bis zur völligen Umkehr der normalen, hypotonen Ungleichblättrigkeit. Dagegen war bei wurzelarmen Nodien der hemmende Einfluß der Kombination IES 10^{-6} + Cumarin 10^{-6} g/cm³ wieder nur sehr gering und es besteht hier, wie auch sonst in diesem Falle, kein Zweifel, daß bei genauerer Konzentrationsabstufung völlige Kompensation zu erreichen wäre.

III. Diskussion der Versuchsergebnisse und Schlußbetrachtung

Unsere Versuche bestätigen eindringlich die eingangs ausgesprochene Vermutung, daß bei den korrelativen Beziehungen zwischen verschiedenen Pflanzenorganen und der Ausbildung der lateralen Anisophyllie von *Coleus hybridus* Hemmwirkungen eine entscheidende Rolle spielen. Es zeigte sich, daß die medianen Blattpaare in den Achselknospen schon während der Embryonalphase anisophyll angelegt werden, wobei nach DOSTÁL und nach unseren eigenen Ergebnissen die Schwerkraft keine oder höchstens eine sehr untergeordnete Bedeutung hat. Andererseits fanden wir, daß bei den Korrelationen verschiedener Pflanzenorgane insbesondere die Wurzeln und die Tragblätter ausschlaggebenden Einfluß haben.

An intakten, verzweigten Pflanzen, aber auch an isolierten Nodien mit beiden Tragblättern und deren ausgetriebenen Achselknospen fällt auf, daß normalerweise stets die *ad*axialen Blätter und Knospen kleiner sind als die *ab*axialen. Der Grund für diese Erscheinung wurde bisher fast ausschließlich in einer hypotonen Förderung der Seitenachsen gesucht, die ihrerseits auf einer, durch die Wirkung der Schwerkraft bedingten, besseren Versorgung der abaxialen Flanken mit Wuchsstoff beruhen sollte. Ließen bereits die Untersuchungsergebnisse DOSTÁLS die Annahme einer anderen Möglichkeit zu, daß nämlich die adaxialen Seiten einer Hemmung unterliegen, die ihrem Wesen nach der korrelativen Knospenhemmung entspricht, so sprechen auch unsere Versuchsresultate aus verschiedenen noch darzulegenden Gründen für diese zweite Ansicht. Insbesondere zeigen die Ergebnisse unserer Pfropfversuche das Vorhandensein einer vom Hauptsproß auf die ihm zugekehrten, also adaxialen Flanken der Seitentriebe ausgeübten Hemmwirkung. Dieser Hemmung mußten stoffliche Vorgänge zugrunde liegen, da das „hemmende Prinzip" auch über feuchte, unverwachsene Schnittflächen geleitet wurde, und zwar in basi- und akropetaler Richtung. Wurde der Hauptsproß entfernt und damit die von ihm ausgehende Hemmwirkung ausgeschaltet, wie z. B. bei unseren Versuchen mit isolierten Nodien, so waren nunmehr an gegenüberstehenden Seitentrieben die inneren,

einander zugewendeten Flanken trotzdem der gleichen Hemmung unterworfen. Bei unterschiedlicher Größe der beiden Achselsprosse beeinflußte stets der größere, kräftiger heranwachsende Trieb den kleineren in stärkerem Maße als umgekehrt, was wiederum in der ausgeprägteren Anisophyllie des kleineren Achselsprosses zum Ausdruck kam. Welche der beiden Achselknospen an isolierten Nodien bevorzugt austreibt, entscheidet die Stärke einer vom Tragblatt jeder Knospe ausgehenden Hemmung. Diese bereits von DOSTÁL u. a. bei verschiedenen Pflanzen festgestellte Tatsache, konnten wir erneut bestätigen. Der hemmende Einfluß der Tragblätter breitet sich nach unseren Versuchen ebenfalls sowohl basal- als auch apikalwärts in der Pflanze aus. Unter geeigneten Bedingungen (Entfernung des gegenüberliegenden Tragblattes und seiner Achselknospe) ließ sich erkennen, daß die apikalwärts gerichtete Hemmwirkung der Stützblätter der Ausbildung der normalen, hypotonen Ungleichblättrigkeit durch Hemmung der darüber befindlichen abaxialen Blätter entgegenwirkt (Tabelle 10). Im Normalfalle, also beim Vorhandensein des Hauptsprosses oder beider Achseltriebe eines isolierten Nodiums, wird jedoch diese, die *ab*axiale Flanke der Seitenachsen treffende Hemmwirkung der Tragblätter durch den stets bedeutend stärkeren, hemmenden Einfluß der Sprosse auf die *ad*axialen Flanken verdeckt.

Alle bisher angeführten Versuche und Beobachtungen betreffen normal bewurzelte Pflanzen oder Pflanzenteile (isolierte Nodien).

Besonders interessant und bedeutungsvoll für die weitere Klärung des Anisophyllie-Problems bei *Coleus* waren die Versuche mit Pflanzen, an denen die entstehenden Wurzeln während der Versuchszeit gleich nach ihrem Austreten entfernt wurden. Auffallend ist vor allem die Tatsache, daß an jungen, wurzelarmen Pflanzen die hemmende Wirkung der Tragblätter verschwand und von einer knospenfördernden ersetzt wurde, während bei älteren Nodien mit mehr oder weniger ausgewachsenen Stützblättern eine Entwurzelung praktisch ohne Einfluß auf die Hemmwirkung der Tragblätter blieb. An wurzelarmen Jungpflanzen bzw. Nodien war gleichzeitig die Gesamtstärke der lateralen Anisophyllie vermindert. Offenbar ist die Hemmwirkung junger Blätter auf das Vorhandensein von Wurzeln angewiesen, im Gegensatz zu älteren Blättern, deren Hemmeinfluß durch eine Entfernung der Wurzeln kaum verringert wurde. In diesem Zusammenhang sind die Untersuchungen LIBBERTS von Bedeutung, in denen Wurzeln und Blätter ebenfalls eine große Rolle für das Zustandekommen der korrelativen Hemmung zugeschrieben wird.

THIMANN und SKOOG (1933, 1934) wiesen erstmalig die Beteiligung von Wuchsstoff an der korrelativen Hemmung nach. Seitdem konnten verschiedene Autoren diese Tatsache bestätigen, doch sind die Meinungen

darüber, wie der Wuchsstoff in die Reaktionskette der korrelativen Hemmung eingeschaltet ist, nicht gleich. So schreibt THIMANN die Hemmung der Achselknospen der direkten Wirkung überoptimaler Auxinkonzentrationen zu, während nach SNOW diese Hemmung primär durch einen besonderen hemmenden Faktor hormonaler Natur verursacht wird und Auxin nur indirekt auf dem Wege über diesen, bisher noch hypothetischen Korrelations-Hemmstoff wirkt. Von den beiden erwähnten, wichtigsten Hypothesen der korrelativen Hemmung wird in neuerer Zeit die Thimannsche Hypothese der direkten Hemmung stark angezweifelt, da es insbesondere nicht gelang, den nach dieser Ansicht geforderten überoptimalen Auxinreichtum korrelativ gehemmter Organe einwandfrei nachzuweisen. Vielmehr zeigten die Untersuchungen von LE FANU (1936), FERMAN (1938) und LIBBERT (1954/55), daß korrelativ gehemmte Organe geradezu wuchsstoffarm sind. Auch konnten v. GUTTENBERG und STEINWEG (1956) zeigen, daß THIMANN mit zu hohen IES-Konzentrationen arbeitete. LIBBERT stützt sich in seinen Arbeiten auf die Snowsche Hypothese der indirekten Hemmung und vertieft und erweitert sie. Danach ist für die Apikaldominanz ein stark wirkender „Korrelations-Hemmstoff" verantwortlich, welcher im Sproß unter Mitbeteiligung von Auxin (das hauptsächlich aus der Spitzenknospe stammt) aus einer selbst schwächer hemmenden Wirkstoffvorstufe entsteht, die ihrerseits in den Wurzeln und wahrscheinlich auch in grünen Blättern gebildet wird. Er gehört vermutlich zur Gruppe der ungesättigten Laktone, da er im Experiment in seiner Wirkung durch Cumarin ersetzt werden konnte. Es gelang LIBBERT, die beiden neutralen Hemmstoffe im Ätherextrakt von *Pisum*-Pflanzen auf Grund ihrer unterschiedlichen Benzollöslichkeit und Säureempfindlichkeit getrennt nachzuweisen. Der Korrelations-Hemmstoff (K-HS) ist benzolunlöslich und säurelabil; er hemmt die Keimung von *Lepidium*-Samen, das Wachstum von *Lepidium*-Wurzeln und von *Pisum*-Achselknospen. Der zweite Hemmstoff, der die Vorstufe (HS-V) des ersten darstellt, ist benzollöslich und säurestabil; er hemmt Samenkeimung und Wurzelwachstum von *Lepidium*, aber nicht das Wachstum von *Pisum*-Knospen. Die Umwandlung der HS-V in den K-HS erfolgt auf bisher noch nicht bekannte Weise nur unter Mitwirkung von Auxin.

Einen weiteren interessanten Beitrag über die Hemmwirkung der Blätter von *Pisum* liefert eine neuere Arbeit von REMY (1954). Sie stellte fest, daß unter günstigen Assimilationsbedingungen (bei vollem Sonnenlicht) in den Blättern ein Faktor gebildet wird, der das Sproßwachstum zu hemmen vermag.

Es ist naheliegend, als Grundlage für das in unseren Versuchen beobachtete, verschiedene Verhalten der Tragblätter bewurzelter und wurzelarmer Nodien einen zumindest ähnlichen Reaktionskomplex zu

vermuten. Man kann annehmen, daß bereits ausgewachsene, ältere Tragblätter selbst soviel HS-V enthalten wie notwendig ist, um zusammen mit dem vorhandenen Auxin den für die Aufrechterhaltung ihrer Hemmwirkung benötigten K-HS auch nach einer Entfernung der Wurzeln zu bilden, während junge, noch stark wachsende Stützblätter offenbar selbst keine oder zu wenig HS-V besitzen und daher für die Bildung des K-HS auf die aus den Wurzeln aufsteigende HS-V angewiesen sind.

Sämtliche Vergleichsversuche mit jungen unbewurzelten oder bewurzelten Sprossen ergaben, daß aus den Wurzeln ein Stoff aufsteigt, der die Entwicklung der Achselknospen selbst nicht hemmt, wohl aber dann, wenn junge Tragblätter vorhanden sind. In diesen geht offenbar die Umwandlung der HS-V (des „Wurzelfaktors") in den K-HS vor sich. Daß dabei das Vorhandensein von Auxin notwendig ist, wird durch unsere Versuche mit Wirkstoffen indirekt bewiesen. Es sei an folgende Versuchsergebnisse erinnert. *Bewurzelte, junge Nodien*, bei denen ein Tragblatt mit den an sich fördernden IES-Konzentrationen 10^{-9} bis 10^{-7} g/cm³ behandelt wurde, zeigten Hemmung des Wachstums der Achseltriebe und an diesen eine Umkehrung der Anisophyllie, die durch starke Hemmung der *ab*axialen Blätter zustande kam (Tabelle 10 und 11). IES 10^{-4} g/cm³ zeigte die bekannte *direkte* und totale Hemmung, die auch auf die Gegenseite übergriff und hier durch Hemmung des *ad*axialen Blattes sehr starke Anisophyllie bewirkte. Sehr bemerkenswert ist noch die Wirkung der Konzentration 10^{-6} g/cm³. Es resultierte eine ganz schwache Hemmung, das Verhalten war fast normal. IES 10^{-5} g/cm³ dagegen hemmte wieder. *Wurzelarme, junge* Nodien (Tabelle 12) verhielten sich ganz anders. An diesen ergab die Behandlung eines Tragblattes mit IES 10^{-8} bis 10^{-7} g/cm³ die an sich zu erwartende Förderung des Wachstums der Achseltriebe; die Hemmung war infolge der Wurzelentfernung fortgefallen, auch trat normale Anisophyllie auf. Die Konzentration 10^{-9} g/cm³ war unwirksam, 10^{-4} g/cm³ hemmte sehr stark, und bei 10^{-6} g/cm³ zeigte sich wieder Kompensation von Förderung und Hemmung, denn eine solche trat bei 10^{-5} g/cm³ ganz klar auf.

Die letztgenannten Versuche lassen erkennen, daß die eigene Wirkung von Indol-3-Essigsäure im Konzentrationsbereich 10^{-6} g/cm³ tatsächlich einen Kompensationspunkt besitzt, in dem sich die hemmende und fördernde Wirkung aufheben, eine Tatsache, die bereits in Arbeiten von v. Guttenberg und Beythien (1951), Meinl und v. Guttenberg (1954), v. Guttenberg und Steinweg (1956) nachgewiesen wurde.

Alle diese Resultate können gut erklärt werden, wenn man annimmt, daß ein von den Wurzeln gelieferter Stoff (HS-V) im Blatt mit der zugeführten IES einen starken Hemmstoff (K-HS) bildet. Die HS-V der Wurzel zusammen mit dem künstlich dem Blatt zugeführten Auxin hemmte ja Sproßwachstum und die Vergrößerung der abaxialen Blätter

bis zur Umkehrung der Anisophyllie. Das Fehlen dieser Hemmwirkungen nach Entfernen der Wurzeln spricht eindeutig für unsere Annahme (Tabelle 12). Offensichtlich liegt ohne IES-Zufuhr bei *bewurzelten* Nodien die HS-V in größerer Menge vor, als durch den eigenen Auxingehalt der Tragblätter und Achseltriebe verbraucht wird. Nur in *wurzelarmen* Nodien, denen die HS-V fehlt, können die physiologischen IES-Konzentrationen fördernd auf das Wachstum der Achselknospen wirken. Daß hierbei die abaxialen Blätter an den Seitentrieben der behandelten Stützblätter nicht wesentlich gefördert werden, dürfte wohl in der vorwiegend basalen Auxinleitung begründet sein.

Sehr aufschlußreich waren die Versuche mit Lösungen des ungesättigten Laktons Cumarin in den Konzentrationen 10^{-8} und 10^{-7} g/cm³. Auf bewurzelte Nodien übten diese keinerlei Einfluß aus, während sie an wurzelarmen Nodien das Wachstum der Achseltriebe und ihrer abaxialen Blätter auf der Seite der behandelten Tragblätter hemmten (Tabellen 13—15). Da jedoch die direkte Hemmwirkung des Cumarins erst bei einer Konzentration von mindestens 10^{-5} g/cm³ beginnt, kann der hemmende Einfluß verdünnter Lösungen (10^{-7} bis 10^{-8} g/cm³) nicht primär dem Cumarin zugeschrieben werden. Ein Vergleich der mit schwachen IES-Lösungen behandelten, bewurzelten Nodien und der mit physiologischen Cumarin-Lösungen behandelten, wurzelarmen Nodien macht es sehr wahrscheinlich, daß das Cumarin bis zu einem gewissen Grade die Rolle der Wurzel oder, richtiger gesagt, den von den Wurzeln gelieferten Stoff (HS-V) ersetzen kann, was ebenfalls mit den Libbertschen Befunden vereinbar ist.

Schließlich deuten auch die Ergebnisse unserer Versuche mit kombinierten IES- und Cumarin-Lösungen (Tabellen 16—19) auf die Synthese eines Hemmstoffes (K-HS) aus Auxin und einer HS-V mit dem Charakter eines ungesättigten Laktons hin. Am stärksten hemmend wirkten hier ebenfalls Kombinationslösungen im „physiologischen" Konzentrationsbereich, und zwar IES 10^{-8} + Cumarin 10^{-8} g/cm³ bei bewurzelten Nodien und IES 10^{-7} + Cumarin 10^{-7} g/cm³ bei wurzelarmen Nodien. Dagegen war der Einfluß der Kombination IES 10^{-6} + Cumarin 10^{-6} g/cm³ nur gering. Alle diese Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß die Bildung des K-HS an den physiologischen Konzentrationsbereich gebunden ist und somit selbst einen physiologischen Prozeß darstellt.

Über den genauen Verlauf der bisher nur vermuteten Synthesereaktion: Auxin + HS-V → K-HS und über ihre weitere Verbreitung und eventuell allgemeine Gültigkeit werden uns nur neue, eingehende Untersuchungen physiologischer und vor allem biochemischer Art Aufschluß geben können.

Zusammenfassung

1. Die ersten, medianen Blattprimordien werden bereits während der embryonalen Entwicklung der Seitenknospen normal hypoton anisophyll angelegt.

2. An normalen, bewurzelten und verzweigten Pflanzen von *Coleus hybridus* stehen Hauptsproß und Seitensprosse sowie diese untereinander unter dem Einfluß einer korrelativen Hemmung.

3. Dieser hemmende Einfluß entfaltet an den einander zugekehrten (oberen, adaxialen) Flanken der Seitensprosse seine stärkste Wirkung, die sich im Zurückbleiben und der schwächeren Entwicklung der adaxialen Blätter und ihrer Achselknospen an den Seitenachsen äußert und somit entscheidend an der Ausbildung der hypotonen Anisophyllie mitbeteiligt ist.

4. Der von bewurzelten Sprossen ausgehende „hemmende Faktor" wird über feuchte Schnittflächen, noch besser über verwachsene Pfropfstellen, basi- und akropetal geleitet.

5. Tragblätter alter und junger isolierter bewurzelter Nodien oder ganzer Pflanzen sowie Tragblätter alter, wurzelarmer Nodien hemmen das Wachstum ihrer Achselknospen und der abaxialen Blätter ihrer Achseltriebe und der in derselben Orthostiche darüberstehenden Blätter der Hauptachse.

6. Junge Tragblätter sind für die Aufrechterhaltung ihrer Hemmwirkung auf das Vorhandensein der Wurzeln angewiesen; werden diese weitgehend entfernt, so tritt an die Stelle der hemmenden eine knospenfördernde Wirkung.

7. Die Behandlung von Tragblätter *bewurzelter*, junger Nodien mit physiologischen IES-Lösungen (10^{-7} bis 10^{-9} g/cm³) bewirkte durch Hemmung der abaxialen Median-Blätter eine Umkehrung der normalen, hypotonen Anisophyllie an den gleichzeitig in ihrem Gesamtwachstum gehemmten Achseltrieben der behandelten Stützblätter.

8. An *wurzelarmen*, jungen Nodien blieb die Zuführung der gleichen IES-Lösungen ohne Einfluß auf die normale Ungleichblättrigkeit, während das Wachstum der Achselknospen der behandelten Tragblätter gefördert wurde.

9. Physiologische Cumarin-Konzentrationen (10^{-7} bis 10^{-8} g/cm³) übten an *bewurzelten*, jungen Nodien auf das Wachstum der Achseltriebe und die normale Anisophyllie keinerlei Wirkung aus.

10. An *wurzelarmen*, jungen Nodien hemmten diese physiologischen Cumarin-Lösungen auf der Seite der behandelten Tragblätter das Wachstum der Achseltriebe und ihrer abaxialen Blätter, bis zur Umkehrung der hypotonen Ungleichblättrigkeit.

11. Kombinationen physiologischer IES- und Cumarin-Lösungen wirkten sowohl an bewurzelten als auch an wurzelarmen, jungen Nodien

hemmend auf die Entwicklung der Achselsprosse und der abaxialen Blätter.

12. Starke Konzentrationen von Indol-3-Essigsäure und von Cumarin (10^{-4} g/cm³) hemmten in jedem Falle auf direkte Weise das Knospen- und Blattwachstum.

13. Die Behandlung mit IES 10^{-6} g/cm³ ergab bei bewurzelten Nodien nur einen sehr schwachen, hemmenden Einfluß und bei wurzelarmen Nodien gar keine sichtbare Wirkung. Diese Konzentration stellt also einen Kompensationspunkt zwischen hemmender und fördernder Wirkung dar.

14. IES 10^{-6} g/cm³ wirkte an bewurzelten Nodien stärker, an wurzelarmen Nodien schwächer hemmend auf das Wachstum der Achselknospen.

15. Die Ursache für die beobachteten, indirekten Hemmungserscheinungen an nicht mit Wirkstoffen und an mit physiologischen Lösungen von Indol-3-Essigsäure und Cumarin behandelten *Coleus*-Pflanzen bzw. -Nodien bildet mit großer Wahrscheinlichkeit der Einfluß eines Wirkstoffes, des Snowschen Korrelations-Hemmstoffes, der aus einer von den älteren Blättern, hauptsächlich aber von den Wurzeln gelieferten Hemmstoff-Vorstufe und dem aus der Spitzenknospe und den Blättern stammenden Auxin synthetisiert wird.

16. Der Korrelationshemmstoff kann in seiner Wirkung bis zu einem gewissen Grade durch Cumarin ersetzt werden. Das macht es wahrscheinlich, daß auch er zu den Laktonen gehört.

Literatur

BOSHART, R.: Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und der Exotrophie. Flora (Jena) **103** (1911). — Über die Frage der Anisophyllie. Ber. dtsch. bot. Ges. **30** (1912). — DOPOSCHEG-UHLAR, J.: Die Anisophyllie bei Sempervivum. Flora (Jena) **105** (1913). — DOSTÁL, R.: Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. Ber. dtsch. bot. Ges. **27** (1909). — Zur experimentellen Morphogenesis bei Circaea und einigen anderen Pflanzen. Flora (Jena) **103** (1911). — Studien über die laterale Anisophyllie bei Scrophularia nodosa. Publ. haute École vétér., Brünn **12** (1922). — Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Sci. Nat. Morav. **3** (1926). — Die Anisophyllie der Seitensprosse als Hemmungserscheinung. Ber. dtsch. bot. Ges. **61** (1943). — FERMAN, J. H. G.: The role of auxin in the correlative inhibition of the development of lateral buds and shoots. Rec. Trav. bot. néerl. **35** (1938). — FIGDOR, W.: Über die Ursachen der Anisophyllie. Ber. dtsch. bot. Ges. **15** (1897). — Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Anisophyllie. Ber. dtsch. bot. Ges. **22** (1904). — Die Erscheinung der Anisophyllie. Leipzig u. Wien 1909. — Das Anisophyllie-Phänomen bei Vertretern des Genus Strobilanthes Blume. Ber. dtsch. bot. Ges. **29** (1911). — Zu den Untersuchungen über das Anisophyllie-Phänomen. Ber. dtsch. bot. Ges. **30** (1912). — FRANK, J.: Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachstum einiger Pflanzenteile. Bot. Ztg. **26** (1868). — GENTNER, G.: Untersuchungen über Anisophyllie und Blattsymmetrie. Flora (Jena) **101** (1909). — GOEBEL, K.: Über einige

Fälle von habitueller Anisophyllie. Bot. Ztg **38** (1880). — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908. — Organographie der Pflanzen, 1. u. 2. Teil. Jena 1928 u. 1930. — Guttenberg, H. v., u. A. Beythien: Über den Einfluß von Wirkstoffen auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Planta (Berl.) **40** (1951). — Guttenberg, H. v., u. K. Steinweg: Die Anisophyllie in Abhängigkeit vom Wirkstoffgehalt der Pflanze, untersucht an Centradenia floribunda und Centradenia grandiflora. Protoplasma (Wien) **46** (1956). — Heinricher, E.: Beiträge zur Kenntnis der Anisophyllie. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **1910**. — Hofmeister, W.: Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. — Le Fanu, B.: Auxin and correlative inhibition. New Phytologist **35** (1936). Libbert, E.: Zur Frage nach der Natur der korrelativen Hemmung. Flora (Jena) **141** (1954). — Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I. Mitt. Planta (Berl.) **44** (1954). — II. Mitt. Planta (Berl.) **45** (1955). — Nachweis und chemische Trennung des Korrelationshemmstoffes und seiner Hemmstoffvorstufe. Planta (Berl.) **45** (1955). — Die Hydrolyse des „Korrelationshemmstoffes" zu Auxin. Planta (Berl.) **46** (1955). — Meinl, G., u. H. v. Guttenberg: Über die Förderung und Hemmung der Entwicklung von Axillarsprossen durch Wirkstoffe. Planta (Berl.) **44** (1954). — Nordhausen, M.: Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen. Jb. wiss. Bot. **37** (1909). — Remy, M.: Corrélations entre bourgeons cotylédonaires et épicotyle chez le Pois. I. Rev. Cytol. et Biol. végét. **15** (1954). — Rosenvinghe, M. L.: Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. Rev. gèn. Bot. **1889**. — Skoog, F., and K. V. Thimann: Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **20** (1934). — Snow, R.: The correlative inhibition of the growth of axillary buds. Ann. of Bot. **39** (1925). — The young leaf as the inhibiting organ. New Phytologist **28** (1929). — Experiments on growth and inhibition. I. The increase of inhibition with distance. II. New phenomena of inhibition. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **108** (1931). — Thimann, K. V., and F. Skoog: On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in Vicia Faba. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **114** (1934). — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Berlin 1937. — Unruh, M.: Anisophyllie und Wechselbeziehungen des Wachstums am Sproß bei Urticaceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **58** (1940). — Weisse, A.: Zur Kenntnis der Anisophyllie von Acer platanoides. Ber. dtsch. bot. Ges. **13** (1895). — Wiesner, J.: Über den Einfluß der Erdschwere auf Größe- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzgsber. ksl. Akad. in Wien, 1. Abt. **58** (1868). — Vorläufige Mitteilung über die Erscheinung der Exotrophie. Ber. dtsch. bot. Ges. **10** (1892). — Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. Sitzgsber. ksl. Akad. Wien, 1. Abt. **103** (1894). — Beobachtungen über die Anisophyllie einiger tropischer Gewächse. Ber. dtsch. bot. Ges. **12** (1894). — Über Trophien nebst einigen Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. dtsch. bot. Ges. **13** (1895). — Biologie der Pflanzen, 2. Aufl. Wien 1902. — Ziegler, A.: Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. Bot. Archiv **9** (1925).

Prof. Dr. Dr. Hermann von Guttenberg, Rostock, Doberaner Straße 143

Planta, Bd. 49, S. 300—344 (1957)

Aus dem Staatsinstitut für Allgemeine Botanik und dem Institut für Umweltforschung der Universität Hamburg

WACHSTUMSVERLAUF, WUCHSSTOFFBILDUNG UND NUTATIONSBEWEGUNGEN VON FRITILLARIA MELEAGRIS L. IM LAUFE DER VEGETATIONSPERIODE*

Von

HARALD KALDEWEY

Mit 21 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. Februar 1957)

Einleitung

Nach Durchbrechen der Erdoberfläche wachsen die jungen Pflanzen von *Fritillaria meleagris* L. durch Streckung des unteren Stengelabschnittes senkrecht empor. Sehr bald setzt eine Krümmung des Sprosses in Höhe des untersten Blattansatzes ein. Mit fortschreitender Streckung auch der höheren Bereiche nimmt die Krümmung zu, wobei ihr Scheitel mit der Streckungszone in apikaler Richtung wandert. Während der Blütezeit liegt die Krümmung in Höhe des obersten Blattansatzes. Die einzelnen Internodien haben sich weiter gestreckt und etwa bis zum vorletzten Laubblatt ihre endgültige Länge erreicht. Die Zone der maximalen Streckung ist noch nicht bis zum eigentlichen Blütenstiel (zwischen oberstem Laubblatt und Blüte) vorgedrungen. Erst einige Tage nach erfolgter Befruchtung setzt auch hier eine kräftige Streckung ein, wobei die Krümmung unter ständiger Verringerung immer in den obersten Zonen verbleibt und mit dem Aufhören des Längenwachstums vollständig zurückgeht (Abb. 1, S. 301). Gegenüber der Blütezeit hat der Fruchtstiel etwa die 10fache, die Gesamtpflanze etwa die doppelte Länge erreicht. Im Verlaufe von 3—4 Wochen reifen die Samen heran, die mit einem Flugsaum versehen sind.

Die biologische Bedeutung dieses Entwicklungsablaufes wird unter Berücksichtigung des natürlichen Standortes verständlich. Auf den Außendeichwiesen der norddeutschen Flüsse gehört *Fr. meleagris* zu den zeitigen Frühjahrsblühern. Beim Austreiben der jungen Schachblumen — etwa Anfang April — hat der Grasbestand eine Höhe von nur wenigen Zentimetern. Durch die Einkrümmung schmiegen sie sich eng an den

* Diss. Mathemat.-naturw. Fakultät Universität Hamburg (gekürzt).

Den Herren Professoren Dr. MEVIUS und Dr. BROCK danke ich herzlich für die Förderung der Arbeit. Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Dr. SÖDING, der mich stets in meinen Arbeiten mit vielen Anregungen und Ratschlägen unterstützte, und meiner Frau, die mir bei der Durchführung der umfangreichen Aufschreibungen am Standort und im Gewächshaus behilflich war.

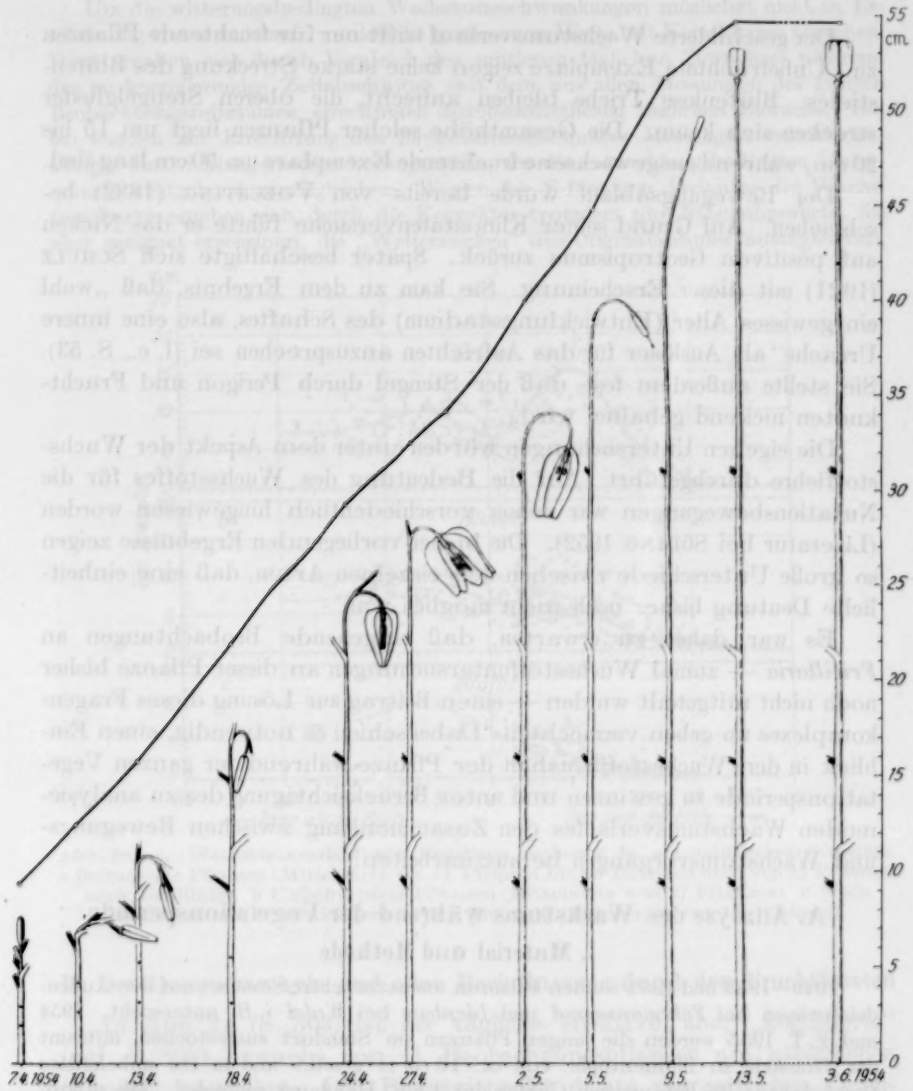


Abb. 1. Entwicklung und Wachstumskurve eines Exemplars von *Fritillaria meleagris* L. im Laufe der Vegetationsperiode 1954 (Kontroll-Nr. 18/54). Die waagerechte Datumslinie entspricht der Erdoberfläche. Die Kurvenpunkte zeigen die jeweils gemessene Stengellänge vom Erdboden bis zum Blütenansatz (Nullinie der Kurve um 3 Einheiten nach oben verschoben). Die Blattansatzstellen und die zusätzlich angebrachten Tuschemarken verdeutlichen die Verschiebung der Hauptstreckungszone in apikaler Richtung

Boden an und überragen nur wenig die umgebenden Gräser. Die postflorale Entwicklung fällt mit dem Schossen der Gräser zusammen. Durch Aufrichtung und Streckung befindet sich die Anfang bis Mitte Juni aufspringende Frucht in Höhe der Grasblütenstände. Die Samen können leicht vom Winde erfaßt und verbreitet werden.

Der geschilderte Wachstumsverlauf trifft nur für fruchtende Pflanzen zu. Unbefruchtete Exemplare zeigen keine starke Streckung des Blütenstieles. Blütenlose Triebe bleiben aufrecht, die oberen Stengelglieder strecken sich kaum. Die Gesamthöhe solcher Pflanzen liegt um 15 bis 20 cm, während ausgewachsene fruchtende Exemplare um 50 cm lang sind.

Der Bewegungsablauf wurde bereits von VOECHTING (1882) beschrieben. Auf Grund seiner Klinostatenversuche führte er das Nicken auf positiven Geotropismus zurück. Später beschäftigte sich SCHULZ (1921) mit dieser Erscheinung. Sie kam zu dem Ergebnis, daß „wohl ein gewisses Alter (Entwicklungsstadium) des Schaftes, also eine innere Ursache" als Auslöser für das Aufrichten anzusprechen sei (l. c., S. 53). Sie stellte außerdem fest, daß der Stengel durch Perigon und Fruchtknoten nickend gehalten wird.

Die eigenen Untersuchungen wurden unter dem Aspekt der Wuchsstofflehre durchgeführt. Auf die Bedeutung des Wuchsstoffes für die Nutationsbewegungen war schon verschiedentlich hingewiesen worden (Literatur bei SÖDING 1952). Die bisher vorliegenden Ergebnisse zeigen so große Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, daß eine einheitliche Deutung bisher noch nicht möglich war.

Es war daher zu erwarten, daß eingehende Beobachtungen an *Fritillaria* — zumal Wuchsstoffuntersuchungen an dieser Pflanze bisher noch nicht mitgeteilt wurden — einen Beitrag zur Lösung dieses Fragenkomplexes zu geben vermöchten. Dabei schien es notwendig, einen Einblick in den Wuchsstoffhaushalt der Pflanze während der ganzen Vegetationsperiode zu gewinnen und unter Berücksichtigung des zu analysierenden Wachstumsverlaufes den Zusammenhang zwischen Bewegungs- und Wachstumsvorgängen herauszuarbeiten.

A. Analyse des Wachstums während der Vegetationsperiode

I. Material und Methode

1949—1953 und 1955 wurden Pflanzen am natürlichen Standort auf den Außendeichwiesen bei *Fährmannssand* und *Idenburg* bei *Wedel i. H.* untersucht. 1954 und z. T. 1955 wurden die jungen Pflanzen am Standort ausgestochen, mitsamt der Grassode in Blumentöpfe von ca. 10 cm ⌀ gesetzt und in ein unbeheiztes Gewächshaus im Botanischen Garten der Univ. Hamburg gebracht[1]. Die mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen fanden zwischen den Vegetationsperioden an alkoholkonserviertem Material statt. Für die Längenmessungen dienten bei den Freilandpflanzen die gut erkennbaren Blattansatzstellen, bei den Gewächshauspflanzen außerdem Tuschepunkte als Markierung. Am Standort wurden alle 2—3 Tage, im Gewächshaus täglich 1—3 Messungen vorgenommen.

[1] Den Naturschutzbehörden der Länder *Hamburg* und *Schleswig-Holstein* sei für die Ausstellung der Sondergenehmigung zum Ausgraben der unter Naturschutz stehenden Schachblumen gedankt. Gleichzeitig danke ich den Landwirten HATJE, *Katharinenhof* und KÖRNER, *Fährmannssand* und *Schulau*, die mir das Arbeiten auf ihren Wiesen erlaubten.

Um die witterungsbedingten Wachstumsschwankungen möglichst nicht in Erscheinung treten zu lassen, wurden die gemessenen Werte mit Korrekturen versehen. Diese ergaben sich durch Vergleich des mittleren täglichen Zuwachses während des zu korrigierenden Zeitabschnittes mit dem aus allen Messungen des ganzen Beobachtungszeitraumes errechneten durchschnittlichen täglichen Zuwachs. Dabei wurden zur Errechnung des Zuwachsdurchschnittes Messungen verschiedenaltriger Entwicklungsstadien herangezogen, um die entwicklungsbedingten Unterschiede weitgehend auszugleichen. Wegen des S-förmigen Verlaufes der Wachstumskurve ergeben sich durch die Korrektur trotzdem nur Näherungswerte, die aber geeignet erscheinen, die „Wetterzacken" des Originalablaufes auszugleichen.

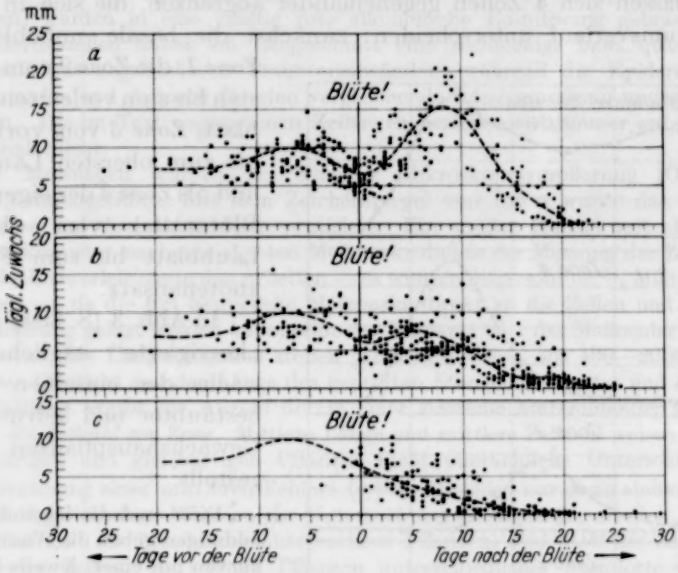


Abb. 2a—c. Wachstumsverlauf von *Fritillaria meleagris* L. am natürlichen Standort. a Befruchtete Pflanzen (Mittelwerte von 41 Pflanzen bis zur Blütezeit bzw. von 22 Pflanzen nach der Blüte). b Unbefruchtete Pflanzen (Mittelwerte von 27 Pflanzen). c Nach Entfernen des Fruchtknotens in der Blütezeit (Mittelwerte von 18 Pflanzen)

II. Der Gesamtzuwachs und seine Beeinflussung durch den Fruchtknoten

In Abb. 2a (S. 303) ist der tägliche effektive, aber „korrigierte" (vgl. S. 303) Zuwachs von 41 Beobachtungspflanzen am natürlichen Standort angeführt. Der Blütezeitpunkt diente der zeitlichen Orientierung der einzelnen Pflanzen. Trotz der individuellen Unterschiede zeigt sich deutlich, daß das Wachstum nach einem Maximum vor dem Blühbeginn wieder abnimmt, um nach der Anthese kräftig anzusteigen und nach etwa 10 Tagen ein zweites, stärkeres Maximum auszubilden.

Unbefruchtete Pflanzen (Abb. 2b, S. 303) lassen nach der Blütezeit nur eine kurzfristige, schwache Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit erkennen, die unterhalb des Maximums vor der Blüte liegt. Gegen Ende des Wachstums, das etwas später als bei den befruchteten Pflanzen

aufhört, zeigt sich eine schwache Verzögerung des Wachstumsabfalls (vgl. auch S. 309 u. S. 311).

Eine noch stärkere Beeinflussung des postfloralen Wachstums tritt ein, wenn der Fruchtknoten zur Blütezeit vollständig entfernt wird. Das Wachstum klingt dann ab, ohne nach der Blütezeit anzusteigen (Abb. 2c, S. 303).

III. Der zonale Zuwachs durch Zellteilung und Zellstreckung

Es lassen sich 4 Zonen gegeneinander abgrenzen, die sich in ihrem Wachstumsverlauf unterscheiden: zunächst die basale, unbeblätterte *Zone 1*, die *Zone 2* vom untersten bis zum vorletzten Laubblatt, *Zone 3* vom vorletzten bis zum obersten Laubblatt und als *Zone 4* der eigentliche Blütenstiel vom obersten Laubblatt bis zum Fruchtknotenansatz.

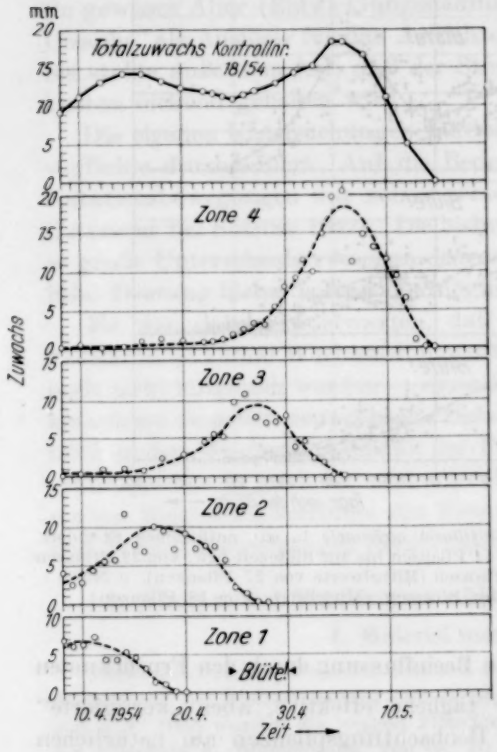


Abb. 3. Wachstumsverlauf befruchteter Pflanzen von *Fritillaria meleagris* L. im Gewächshaus (Veget.-Periode 1954)

In Abb. 3 (S. 304) ist der „korrigierte" tägliche Zuwachs der einzelnen Zonen bestäubter und befruchteter Gewächshauspflanzen dargestellt.

Diese und die folgenden Abbildungen geben die Wachstumskurven nur einer, jeweils herausgegriffenen Versuchspflanze wieder. Die Totalzuwachskurven wurden durch Addition der Zuwachswerte der genannten 4 Zonen ermittelt.

In allen 4 Zonen ist ein deutliches Wachstumsmaximum ausgeprägt. Der Zuwachs der einzelnen Zonen ist zeitlich so gegeneinander verschoben, daß beim Ausklingen des Wachstums einer Zone die jeweils nächstfolgende ihren Höhepunkt aufweist. Zone 1 und 2 sind zur Blütezeit, in welche der Hauptzuwachs der Zone 3 fällt, ausgewachsen. Zone 4 zeigt bis zum Beginn der Anthese nur geringes Wachstum. Erst nach der Blüte setzt eine kräftige Verlängerung auch dieser Zone ein, die nach 15—20 Tagen ausgewachsen ist. Dabei hat sich die Zone von 20 mm kurz vor Blühbeginn auf 210 mm

verlängert. Die Totalzuwachskurve zeigt die beiden, bei den Freilandpflanzen (Abb. 2a, S. 303) beobachteten, charakteristischen Maxima; die Zuwachswerte der Gewächshauspflanzen liegen vor der Blütezeit allgemein etwas höher als bei Freilandpflanzen. Gegenüber diesen sind die Gewächshauspflanzen ca. 5 Tage früher ausgewachsen.

Um einen näheren Einblick in den Wechsel von Teilungs- und Streckungswachstum zu erhalten, wurden Längenmessungen der Zellen der ersten Subepidermalschichten vorgenommen. Dünne Flächenschnitte oder Häutchenpräparate der Stengel, welche die Epidermis und die erste (bzw. ersten) Subepidermalschicht umfassen, wurden in eine kräftig rote alkoholische Eosinlösung gebracht. Die Subepidermiszellen haben im Längsschnitt eine rechteckige bzw. quadratische Form mit gut abgrenzbaren Transversalwänden, während die Epidermiszellen spitz zulaufen und dadurch für eine vergleichende Längenmessung ungeeignet erscheinen. Die im Text angegebenen Zellängen beziehen sich immer auf die Subepidermalschicht.

Die Messungen wurden bei 60facher Mikroskopvergrößerung (Obj. 10×, Ok. 6×) durchgeführt. Mit dem Zeichenspiegel von Leitz wurde das Bild des Präparates auf den Arbeitstisch projiziert. Ein weißer Karton mit einer dem Ocularmikrometer nachgezeichneten Meßmarke diente der Messung der Zellängen. Diese Methode erleichterte das Arbeiten — es wurden insgesamt ca. $^1/_4$ Million Zellen gemessen —, da die frei bewegliche Meßmarke direkt an die Zellen und in deren Längsrichtung gelegt werden kann, ohne das Präparat oder das Meßocular bewegen zu müssen. Die Längenangaben stellen gemittelte Werte aus 400—20000 Zellen dar. Der Quotient aus der Länge des geprüften Stengelabschnittes und der mittleren Zellänge ergibt die Anzahl der in einer Zellreihe hintereinander liegenden Zellen; die *Zellzahl pro Zone*. Mittlere Länge und mittlere Zellzahl weisen auch bei gleichaltrigen und gleichartigen Pflanzen nicht unerhebliche Unterschiede auf. Die Berechnung eines mittleren Fehlers $(\sigma/\sqrt{n-1})$ schien nur dann sinnvoll, wenn mehr als 5 gleichartige Pflanzen zur Untersuchung herangezogen werden konnten; hierbei ist „n" die Anzahl der untersuchten Pflanzen, also *nicht* die Anzahl der gemessenen Zellen. Es wurden Pflanzen unterschiedlicher Standorte und verschiedener Vegetationsperioden benutzt, um eine möglichst große Variationsbreite des heterogenen Materials zu erfassen. Neben dem mittleren Fehler sind in der Tabelle 1 (S. 308) auch die Streuungsbereiche angegeben. Ein kritischer Vergleich dieser Zahlen scheint den Verhältnissen besser gerecht zu werden als die statistische Auswertung, die in manchen Fällen zu geringe Fehler vortäuschen kann.

Abb. 4 (S. 306) gibt einen Überblick über einige Entwicklungsstadien und die Zellängen und *Zellzahlen pro Zone* im Laufe der Vegetationsperiode. Die Zeichnungen stellen *Einzel*pflanzen dar, während in der Tabelle teilweise Mittelwerte aus mehreren Pflanzen gebildet sind. Es wurden nur die Zonen 4 u. 3 berücksichtigt, deren vollständiger Entwicklungsgang in den Zuwachskurven erfaßt wird.

Die Länge der Zellen in Zone 4 bleibt bis zum Stadium der *bauchigen Knospe* — etwa 3—5 Tage vor dem Blühbeginn — mit Werten von 21—26 μ annähernd gleich (Abb. 4, S. 306). Erst mit dem Blühbeginn setzt, basal beginnend, eine merkbare Verlängerung der Zellen ein. Gegen Ende der Anthese hat sich die mittlere Zelllänge auf 41,6 μ fast verdoppelt. Sie erreicht bei verblühten Pflanzen bereits 66,8 μ, die basalen Zellen dieser Zone haben sich auf ca. 100 μ gestreckt.

Der Zuwachs der Zone 4 beruht also bis zum Blütenbeginn auf einer Vermehrung der Zellen. In den präfloralen Entwicklungsstadien vergrößert sich die Zellzahl der Zone 4 dementsprechend von 150 auf 614.

In den Wachstumskurven (Abb. 3, S. 304) drückt sich diese Zellvermehrung durch einen sehr flachen Anstieg der Kurve aus. Erst mit Beginn der Zellstreckung im Laufe der Anthese steigt die Wachstumskurve steil an.

Bei ausgewachsenen Pflanzen schwanken die Zellängen zwischen 217 u. 326 μ. Die Zellen haben sich gegenüber dem Beginn der Streckung auf das 10—15fache

	Mittlere Zellänge in µ	Mittlerer Fehler	Zellzahl pro Zone	Mittlerer Fehler	Zahl der gemessenen Zellen
Aufrechte Knospe - Einzelpflanze -					
Zone 4	23.5	-	150	-	4043
Zone 3	24.5	-	270	-	3306
Hängende Knospe - Einzelpflanze -					
Zone 4	25.2	-	160	-	2521
Zone 3	32.6	-	190	-	2378
Dickliche Knospe - Mittel aus 8 Pflanzen -					
Zone 4	23.3	± 0.7	410	± 18.7	7813
Streubreite	23.0-26.1		335-475		
Zone 3	43.6	± 7.1	331	± 50	8623
Streubreite	31.7 - 86.0		220-580		
Bauchige Knospe - Mittel aus 7 Pflanzen -					
Zone 4	24.2	± 0.49	614	± 47.0	75207
Streubreite	23.0-26.7		520-740		
Zone 3	57.6	± 75.0	380	± 93	6057
Streubreite	22.2-124		230-870		
Blütenbeginn - Einzelpflanze -					
Zone 4	31.3	-	550	-	6328
Zone 3	100.5	-	-	-	7744
Blütenende - Einzelpflanze -					
Zone 4	41.6	-	520	-	6735
Zone 3	93.8	-	255	-	7799
Verblühte Pflanze - Mittel aus 2 Pflanzen -					
Zone 4	66.8	-	515	-	9673
Zone 3	198	-	265	-	3087
Ausgewachsene Pflanze - Mittel aus 12 Pflanzen					
Zone 4	261	± 9.3	652	± 36.8	79756
Streubreite	217-326		495-880		
Zone 3	253	± 8.1	325	± 19.6	8374
Streubreite	213-305		245-480		

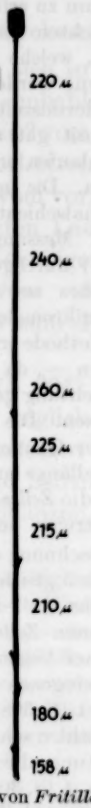


Abb. 4. Zell- und Zonenlängen verschiedener Entwicklungsstadien von *Fritillaria meleagris* L. (Nähere Erläuterungen siehe Text)

verlängert. Dies entspricht der Gesamtverlängerung dieser Zone vom *bauchigen Knospenstadium* bis zur ausgewachsenen Pflanze. Der Zuwachs ist also durch Zellstreckung bedingt. Dies drückt sich auch in den Zellzahlen aus. Sie schwanken im *bauchigen Knospenstadium* zwischen 320 u. 740 ($M = 614$), bei den ausgewachsenen Pflanzen zwischen 495 u. 880 ($M = 652$). Der Unterschied liegt innerhalb des individuellen Schwankungsbereiches ($D_M/m_D = 0{,}69$).

Dem frühen Wachstumsanstieg der Zone 3 entsprechend (Abb. 3, S. 304) setzt auch die Streckung der Zellen früher ein als in Zone 4. Bereits im Stadium der *dicklichen Knospe* (Abb. 4 C, S. 306) schwankt die Länge der Zellen zwischen 32 u. 86 μ ($M = 43{,}6\,\mu$); die endgültige Zellzahl ist ebenfalls erreicht. Während der Blütezeit sind die Zellen um 100 μ lang und messen schon wenige Tage nach der Anthese 200 μ. Bei den ausgewachsenen Pflanzen schwankt die Zellänge zwischen

213 u. 315 μ ($M = 253\,\mu$); sie unterscheidet sich also kaum von der Zone 4 ($D_M/m_D = 0{,}65$).

Der geschilderte Wachstumsverlauf der 4 Zonen (Abb. 3, S. 304) läßt erkennen, daß sich die Streckungszone im Laufe der Vegetationsperiode von der Basis zur Spitze hin verschiebt. Zone 1 und 2 sind für die Ausbildung des präfloralen Zuwachsmaximums maßgebend; sie haben zur Blütezeit ihr Wachstum bereits eingestellt. Das Zuwachsmaximum der Zone 3 fällt in das Wachstumsminimum der Gesamtpflanze. Mit dem Beginn der Anthese hören die Zellteilungen im Stengel auf. Das postflorale Wachstumsmaximum entsteht lediglich durch Streckung der zur Blütezeit bereits vorhandenen Zellen.

IV. Der Einfluß verschiedener Pflanzenteile auf das Wachstum

1. Allgemeines

Experimentelle Eingriffe während und nach der Anthese erlauben es, die Wirkung der sich entwickelnden Frucht und einer künstlichen Wuchsstoffpaste (WSP) auf das Streckungswachstum der Zone 4 zu kontrollieren. Dagegen läßt die Behandlung vor der Blütezeit eine Auswirkung auch auf die tiefer liegenden Stengelzonen erwarten.

In Abb. 5 (S. 309) sind die ausgewachsenen *Einzel*pflanzen der Versuchsreihen mit Angabe der durchschnittlichen Länge der Subepidermiszellen verschiedener Bereiche maßstabgetreu wiedergegeben. Die Abbildung gibt einen Überblick über die Reaktion einzelner Pflanzen auf experimentelle Eingriffe. Eine Übersicht über die durchschnittlichen Zellängen aller 4 Zonen und die durch Zellstreckung verursachte Verlängerung der Zone 4 gibt die anschließende Tabelle 1 (S. 308). Das Verhältnis von Endlänge zur Länge kurz vor der Anthese wird hier als *Verlängerungsfaktor* bezeichnet. Die Zellzahlen mit mittlerem Fehler und Streuungsbreite sind nur für die Zonen 4 u. 3 berechnet, da in Zone 2 zu starke individuelle Unterschiede auftreten (die Pflanzen haben 4—7 Laubblätter) und Zone 1, die sich teilweise in der Erde befindet, nicht in ihrer ganzen Länge erfaßt werden kann.

Auf diese beiden Abbildungen wird bei der Besprechung der einzelnen Versuche hingewiesen. Die dem jeweiligen Abschnitt eingefügten Wachstumskurven beziehen sich — wie auch Abb. 3, S. 304 — auf Gewächshauspflanzen. Sie sind alle im gleichen Maßstab dargestellt.

Die speziellen Untersuchungen wurden im Gewächshaus durchgeführt. Soweit es sich bisher übersehen läßt, gleichen sich die Wachstumsverhältnisse trotz gewisser Unterschiede (vgl. S. 303, S. 305) bei Freiland- und Gewächshauspflanzen im wesentlichen. Ein vorsichtiger Rückschluß von den Gewächshaus- auf die Freilandpflanzen scheint gerechtfertigt.

Die WSP wurde nach den Angaben von Ruge (1947, S. 150) unter Verwendung des K-Salzes der β-Indolyl-Essigsäure hergestellt. $2^1/_2$ ccm einer molaren, wäßrigen (Leitungswasser) Lösung dieses Salzes wurden mit $2^1/_2$ g geschmolzenem Wollfett (Adeps lanae anh. D.A.B. VI) unter Zusatz eines Tropfens Ölsäure bis zur Erstarrung verrieben. Für die am Ende der Vegetationsperiode benutzte schwächere WSP wurde statt molarer eine 10^{-3}-Lösung desselben Salzes verwandt. In entsprechender Weise entstand unter Benutzung von Leitungswasser die Kontrollpaste (KP). Die Pasten wurden mit einem Kunststoffspatel als $\pm$ Kugel von 5 mm $\varnothing$ auf die jeweiligen Schnittstellen der Versuchspflanzen aufgetragen und nach ca. 10 Tagen erneuert.

Tabelle 1. *Länge der Subepidermiszellen, Zellzahl und Verlängerungsfaktor bei Fritillaria meleagris L. in einzelnen Stengelzonen nach verschiedenartiger Behandlung (Mittelwerte aller in den einzelnen Zonen durchgeführten Messungen)*

	Spalte Nr.	a Normalpfl. Freiland Mittel aus 12 Pflanzen	A Normalpfl. Gewächsh. Mittel aus 11 Pflanzen	B Unbefruchtete Pflzn. Mittel aus 5 Pflanzen	C Blüte entfernt KP 58/54	C 65/54	D Blüte entfernt WSP 34/54	D 81/54	E Fruchtkn. entfernt KP 9/54	E 30/54	F Fruchtkn. entfernt WSP 7/54	F 43/54	G junge Knospe entfernt KP 4/54	G 42/54	G 84/54	H junge Knospe entfernt WSP 2/54	H 40/54	H 87/54	J Laubblätter im Knospenstadium entfernt 19/54	J 24/54	J 36/54
ZONE 4																					
Zellänge in μ	1	201	278	116	153	56	260	234	117	82	243	153	33	38	97	239	243	321	262	-	-
mittlerer Fehler	2	±9.3	±6.2	±9.7																	
Streuungsbreite	3	217-326	250-312	84-140																	
Zellzahl pro Zone	4	652	619	550	440	360	685	460	390	540	560	380	330	235	240	385	390	545	775	635	555
mittlerer Fehler	5	±36.8	±35.0	±28.0																	
Streuungsbreite	6	495-880	440-730	465-640																	
Verlängerungsfaktor	7	10.3	11.4	4.8	6	2	11	10	6	4	5	5	1.5*	1.5*	2.5*	3*	5.5*	5*	11	-	-
mittlerer Fehler	8	±0.30	±0.38	±0.45																	
Streuungsbreite	9	7.5-12.0	9.0-14.0	3.5-5.8																	
Zahl gemessener Zellen	10	19756	18528	11024	1799	1598	1440	502	1368	2745	1845	4300	760	4360	7528	1373	1864	590	550	1400	1334
ZONE 3																					
Zellänge in μ	11	253	278	234	272	176	320	249	187	199	299	217	91	177	182	230	240	301	250	-	-
mittlerer Fehler	12	±8.1	±10.2	±21.4																	
Streuungsbreite	13	213-305	251-326	176-309																	
Zellzahl pro Zone	14	325	364	394	350	210	480	350	260	270	240	245	220	240	320	305	340	365	290	500	415
mittlerer Fehler	15	±20	±36	±49																	
Streuungsbreite	16	245-480	215-490	245-530																	
Zahl gemessener Zellen	17	8374	7405	5899	908	2110	563	355	606	989	792	1767	1140	1166	640	1127	1306	409	292	692	1228
ZONE 2																					
Zellänge in μ	18	236	247	260	238	227	254	225	200	208	282	222	140	185	180	250	259	263	233	247	222
mittlerer Fehler	19	±7.3	±11.0	±7.5																	
Streuungsbreite	20	200-260	191-285	243-275																	
Zahl gemessener Zellen	21	8065	7805	5189	629	1757	600	641	757	1090	960	1726	1412	1701	666	2572	845	670	427	244	2117
ZONE 1																					
Zellänge in μ	22	172	173	180	179	-	154	165								264	228	260	212	206	230
mittlerer Fehler	23	±5.3	±10.5	±15.8																	
Streuungsbreite	24	157-200	138-207	136-204																	
Zahl gemessener Zellen	25	5948	5007	3424	563	-	636	540								772	885	520	892	984	1286

* Der Blütezeitpunkt wurde auf Grund der Wachstumskurven bestimmt. Nähere Erläuterungen siehe Text.

2. Eingriffe kurz vor oder nach der Blüte

a) Unbefruchtete Pflanzen. Die in Abb. 5 (S. 309) dargestellte unbefruchtete Pflanze läßt erkennen, daß das Wachstum der Zone 4 gegenüber den Normalpflanzen zurückbleibt. Die tiefer liegenden Zonen entwickeln sich, wie es auch die zonalen Zuwachskurven verdeutlichen, normal.

Die Entwicklung des Fruchtknotens ist Voraussetzung für die normale Streckung der Zellen der Zone 4 und in manchen Fällen der oberen Bereiche der Zone 3.

b) Pflanzen, bei denen die Blüte entfernt wurde. Das Entfernen der Blüte gegen Ende der Anthese kann zu einer wesentlich stärkeren Beeinflussung besonders der Zone 4 führen.

Bei der in Abb. 5 C (S. 309) dargestellten Kontroll-No. 65/54 hat sich Zone 4 gegenüber dem *bauchigen Knospenstadium* nur etwa auf das Doppelte gestreckt (Tabelle 1, Sp. 7, S. 308). Auch Zone 3 erreicht nicht die Länge der normal entwickelten Pflanze. Die Zuwachskurven dieser Zonen (Abb. 6, S. 310) fallen sehr

bald nach dem Eingriff fast auf die Nullinie zurück. Erst nach mehreren Tagen setzt ein erneutes, geringfügiges Wachstum beider Zonen ein. Dadurch klingt das Wachstum der Zone 3 erst später ab und endigt — im Gegensatz zu den Normalpflanzen — fast gleichzeitig mit demjenigen der Zone 4. Dagegen zeigen Zone 1 u. 2 einen ähnlichen Wachstumsverlauf wie die Normalpflanzen.

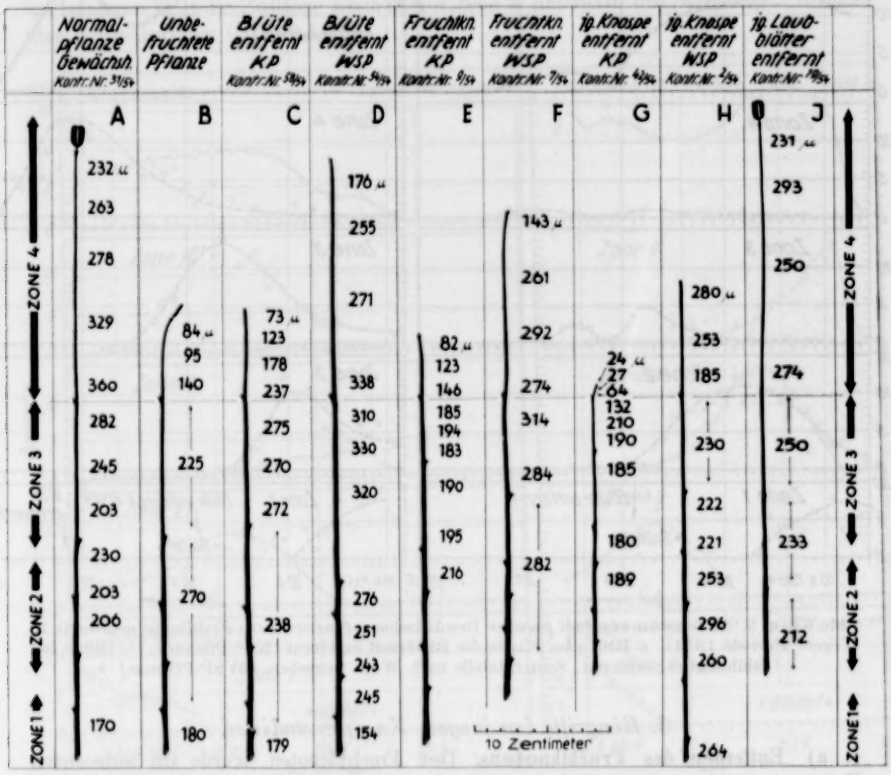


Abb. 5. Ausgewachsene Gewächshaus-Einzelpflanzen von *Fritillaria meleagris* L. nach verschiedenartiger Behandlung mit Angabe der mittleren Länge der Subepidermiszellen in den einzelnen Stengelbereichen

Die Totalzuwachskurve gleicht der Wachstumskurve von Freilandpflanzen, bei denen der Fruchtknoten in der Blütezeit entfernt wurde (Abb. 2c, S. 303). Die postflorale Streckung der Zellen der Zone 4 ist fast vollständig unterblieben (Tabelle 1, Sp. 1, C, S. 308).

Auch in Zone 3 sind die Zellen kürzer als normal. Bei Kontroll-No. 58/54 wirkte sich der Eingriff allerdings schwächer aus. Offenbar spielt der Zeitpunkt der erfolgten Bestäubung und Befruchtung im Vergleich zum Eingriff eine große Rolle.

c) Pflanzen, die nach Entfernen der Blüte mit WSP versehen wurden. Die in Abb. 5 D (S. 309) wiedergegebene Pflanze zeigt, daß der Ersatz der Blüte durch eine WSP zu einer normalen Streckung der beiden

Zonen 4 u. 3 führt. Die Zuwachskurven (Abb. 6b, S. 310) und die Zellstreckung verlaufen in allen Zonen normal.

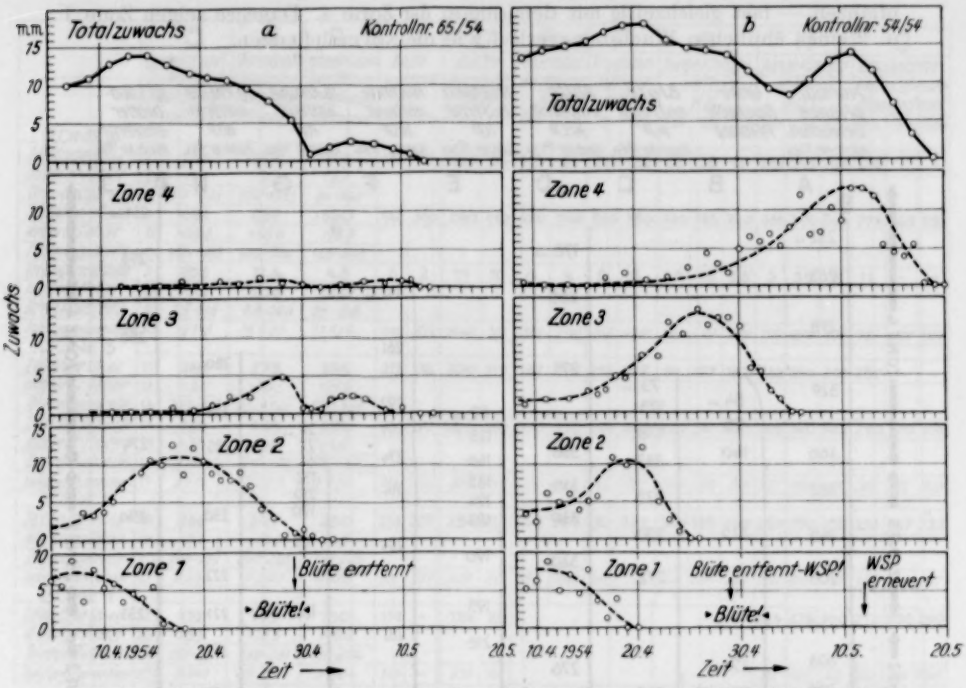


Abb. 6a u. b. Wachstumsverlauf zweier Gewächshauspflanzen von *Fritillaria meleagris* L. (Veget.-Periode 1954). a Blüte am Ende der Blütezeit entfernt (KP-Pflanze); b Blüte bei Blühbeginn entfernt, Schnittstelle mit WSP versehen (WSP-Pflanze)

3. Eingriffe im jungen Knospenstadium

a) Entfernen des Fruchtknotens. Der Fruchtknoten wurde im aufrechten Knospenstadium entfernt, d. h. zu einem Zeitpunkt, in dem sich das Hauptwachstum in Zone 1 vollzieht.

Die Wachstumsveränderung durch diesen Eingriff verläuft — in abgeschwächter Form — ähnlich wie beim Entfernen der jungen Knospe (siehe weiter unten). Durch WSP konnte der Wachstumsrückgang kompensiert werden und eine dem Normalverlauf gleichende Entwicklung erreicht werden. Auf eine genauere Darstellung wird daher verzichtet.

b) Entfernen der Knospe. *aa) Schnittstelle mit KP versehen.* In den Zuwachskurven der Zonen 1 u. 2 macht sich das Entfernen der Knospe im aufrechten Knospenstadium schwach verringernd bemerkbar (Abb. 7a, S. 311). Der Zuwachs der Zonen 3 u. 4 ist sehr gering und endigt fast gleichzeitig. In beiden Zonen zeigt sich die Andeutung zweier kleiner Maxima. Die Totalzuwachskurve liegt im gesamten Verlauf niedriger

als bei den Normalpflanzen. Um die wahrscheinliche Blütezeit herum beginnend sinken die Kurven verhältnismäßig rasch auf Null ab.

Die Zellen der drei untersuchten Zonen 2, 3, 4 (Tabelle 1, S. 308, E, G) haben sich noch weniger gestreckt als bei den fruchtknotenlosen Pflanzen. Im Gegensatz zu letzteren liegt die Zellänge auch in der Zone 2 unterhalb des Streuungsbereiches der Normalpflanze (Sp. 20 A).

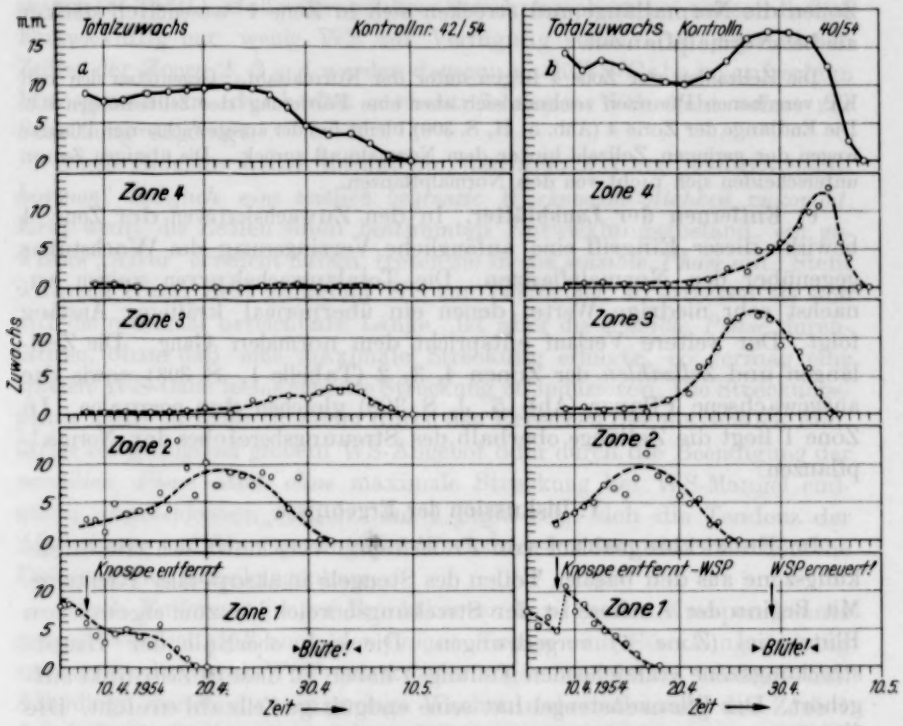


Abb. 7a u. b. Wachstumsverlauf von *Fritillaria meleagris* L. im Gewächshaus nach Entfernen der Knospe im jungen Entwicklungsstadium (Veget.-Periode 1954). a Schnittstelle mit KP versehen. b Schnittstelle mit WSP versehen

Die Verringerung der Zellzahl tritt bei diesen Pflanzen klar hervor. Sie liegt in der Zone 4 unterhalb der Streuungsbreite der Normalpflanzen und ist auch kleiner als bei den fruchtknotenlosen Pflanzen. Die ausgewachsene Pflanze (Abb. 5 G, S. 309) ist in allen dargestellten Zonen kürzer als die Normalpflanze.

bb) Schnittstelle mit WSP versehen. Zusätzliche WS-Gabe nach Entfernen der jungen Knospe macht sich in der Zuwachskurve der Zone 1 durch einen sprunghaften Anstieg noch am gleichen Tage bemerkbar. Danach fällt die Kurve schnell auf Null zurück (Abb. 7b, S. 311). In Zone 2 verläuft der Zuwachs etwa normal. Die Zuwachskurven der Zonen 3 u. 4 steigen nach anfänglich normalem Verlauf frühzeitig sehr

steil über die Normalhöhe hinaus, um dann ebenso steil auf Null abzufallen. Diese frühzeitigere und größere Steigung führt zu einer beträchtlichen Verkürzung der Vegetationszeit.

Die durch das Entfernen der jungen Knospe hervorgerufene Verminderung der Zellstreckung der Zonen 4, 3, 2 kann durch WSP kompensiert werden (Tabelle 1, S. 308). Die Zellen erreichen in den drei Zonen die Normallänge und strecken sich in Zone 1 wesentlich stärker als bei Normalpflanzen.

Die Zellzahlen der Zone 4 liegen unter der Normalzahl. Gegenüber den mit KP versehenen Pflanzen zeichnet sich aber eine Förderung der Zellteilungen ab. Die Endlänge der Zone 4 (Abb. 5, H, S. 309) bleibt bei der ausgewachsenen Pflanze wegen der geringen Zellzahl hinter dem Normalmaß zurück. Die übrigen Zonen unterscheiden sich nicht von den Normalpflanzen.

c) Entfernen der Laubblätter. In den Zuwachskurven der Zone 1 bewirkt dieser Eingriff eine anfängliche Verringerung des Wachstums gegenüber den Normalpflanzen. Die Totalzuwachskurven zeigen zunächst sehr niedrige Werte, denen ein übernormal kräftiger Anstieg folgt. Der weitere Verlauf entspricht dem normalen Gang. Die Zelllängen und *Zellzahlen* der Zonen 4, 3, 2 (Tabelle 1, S. 308) sowie die ausgewachsene Pflanze (Abb. 5, J, S. 309) gleichen den normalen. In Zone 1 liegt die Zellänge oberhalb des Streuungsbereiches der Normalpflanzen.

V. Diskussion der Ergebnisse

Im Entwicklungsablauf von *Fr. meleagris* verschiebt sich die Streckungszone aus den basalen Teilen des Stengels in akropetaler Richtung. Mit Beginn der Anthese ist der Streckungsbereich bis zum eigentlichen Blütenstiel (Zone 4) vorgedrungen. Die sich oberhalb der Hauptstreckungszone vollziehenden Teilungen haben zu diesem Zeitpunkt aufgehört. Der Pflanzenstengel hat seine endgültige Zellzahl erreicht. Die Überlagerung der Zuwachswerte der Zonen 1, 2, 3 führt zur Ausbildung eines präfloralen Wachstumsmaximums, dem ein langsamer Abfall bis zur Blütezeit hin folgt. Ein zweites Maximum schließt an, das auf die nun einsetzende Streckung der Zone 4 zurückzuführen ist.

Die Streckung des Blütenstieles ist von der normalen Entwicklung des Fruchtknotens nach der Bestäubung (Befruchtung) abhängig. Die Blütenstiele unbefruchteter und während der Anthese dekapitierter Pflanzen bleiben daher kurz. Die Streckungswirkung des Fruchtknotens kann durch WSP ersetzt werden (Abb. 5, S. 309, D; Abb. 6b, S. 310). Die Zellen der Zonen 1 u. 2 bleiben durch WS-Gabe nach Entfernen der Blüte unverändert. Sie haben ihre Streckungsphase offenbar bis zur Blütezeit bereits durchlaufen. Sie können auch durch zusätzlichen WS nicht zu weiterer Streckung veranlaßt werden, obwohl sie in Zone 1 wesentlich kürzer bleiben als in den übrigen Zonen (Tabelle 1, S. 308).

Wird dagegen bereits im aufrechten Knospenstadium, in welchem sich der Streckungsbereich in Zone 1 befindet, die Knospe durch WSP ersetzt, so strecken sich die Zellen der Zone 1 über das Normalmaß hinaus, etwa auf die Länge der Zellen der übrigen Zonen. Anscheinend kann sich die Streckungsfähigkeit der Zellen der Zone 1 im normalen Entwicklungsverlauf nicht voll verwirklichen. Die WS-Untersuchungen zeigen (S. 316ff.), daß während ihrer Streckungsphase bei unbeeinflußter Entwicklung nur wenig WS zur Verfügung steht. Die jugendlichen Zellen der Zonen 2, 3 u. 4 werden dagegen nach WS-Gabe im aufrechten Knospenstadium durch den vorbeistreichenden WS nicht sofort zur Streckung angeregt.

Diese Befunde weisen darauf hin, daß dem *WS als „Zellstreckungshormon" lediglich eine zeitlich begrenzte Wirkungsmöglichkeit zukommt.* Erst wenn die Zellen einen bestimmten Entwicklungszustand, ein gewisses „Alter" erreicht haben, treten sie in die *sensible Phase* ein. Steht während dieser Zeit genügend WS zur Verfügung, so strecken sie sich auf die maximal erreichbare Länge. Ist aber die *sensible Phase* durchlaufen, ohne daß eine maximale Streckung erfolgte, so vermag eine spätere WS-Gabe keine erneute Streckung zu induzieren. Die Streckungsphase kann offenbar entweder durch das Erreichen der maximalen Endlänge bei genügend großem WS-Angebot oder durch die Beendigung der *sensiblen Phase* auch *ohne* maximale Streckung bei WS-Mangel endgültig abgeschlossen werden. Im 2. Falle zeigt sich die Tendenz der Abflachung und Verzögerung der Wachstumskurven, also eine zeitliche Dehnung der Streckungsphase.

Durch Entfernen junger Fruchtknoten bzw. ganzer Knospen konnte gezeigt werden, daß auch der *jungen Knospe* eine Streckungswirkung zukommt, die durch WSP ersetzt oder sogar übertroffen werden kann. Allerdings deutet die nur geringe Wachstumsbeeinflussung der Zone 1 durch Dekapitation darauf hin, daß neben der Knospe noch andere WS-Bildungsorte vorhanden sind. Es wäre denkbar, daß auch in den Laubblättern — wie dies von mehreren Autoren für verschiedene Pflanzen nachgewiesen wurde (Söding 1952, S. 30) — oder im Stengel selbst WS gebildet würde. *Für* die WS-Bildung in den Blättern sprechen die Versuche, bei denen die Laubblätter im aufrechten Knospenstadium entfernt wurden. Der Eingriff führt zu einer anfänglich deutlichen Verringerung des Zuwachses der in der Streckungsphase befindlichen Zone 1. Der Zuwachsrückgang wird allerdings sehr bald wieder ausgeglichen. Die Endlänge der Zellen ist größer als normal. Diese Beobachtung läßt sich vorläufig noch nicht deuten, sie zeigt aber, daß die *sensible Phase* der Zellen dieser Zone im Laufe der Normalentwicklung ohne Erreichung der maximalen Länge beendet wird.

Über die Ursachen des Beginns und der Beendigung der Zellstreckung ist nur wenig bekannt. Verschiedene Beobachtungen deuten darauf hin, daß „während des Wachstums progressive Veränderungen vor sich gehen", deren endgültige Folge der Stillstand des Wachstums, also die Beendigung der Zellstreckung ist (HAAS 1955, S. 425). Es wäre denkbar, daß solche „progressiven Veränderungen" auch in den sich auf die Streckungsbereitschaft hin entwickelnden jungen Zellen stattfinden. Erst mit dem Erreichen der genannten *sensiblen Phase* in einem bestimmten „Alter" kann der WS wirksam werden. Das erklärt die Tatsache, daß die Streckungszone im Laufe der Entwicklung in apikaler Richtung wandert, auch wenn durch künstliche WS-Gabe ein ständig mehr oder weniger gleichbleibend starker WS-Strom von der Spitze zur Basis fließt.

Für die Entwicklung zu einer blühfähigen Pflanze aus einem Samen oder einer Brutzwiebel benötigt *Fr. meleagris* mehrere Jahre. Ein Jahr vor Eintritt in die generative Phase trägt der Stengel 5—7 Laubblätter. Das letzte Internodium wird nach oben hin von einem Laubblatt abgeschlossen. Die Subepidermiszellen solcher ausgewachsener Pflanzen waren 143—166 μ lang. In Zone 4 werden die Zellen also nur etwa halb so lang wie bei den blühenden Normalpflanzen. In dieser Zone liegen nur ca. 50 Zellen hintereinander, also bedeutend weniger als bei den blütentragenden Pflanzen mit 440—880 Zellen. — Eine Pflanze, bei der nur eine verkümmerte Knospe (ohne Frucht- und Staubblätter) angelegt war, zeigte neben der geringeren Zellstreckung auf 112 μ ebenfalls eine Reduktion der Zellzahl (110) in Zone 4. Die gleiche Erscheinung konnte in schwächerem Maße nach Entfernen der jungen Knospe bzw. des Fruchtknotens beobachtet werden. Offenbar werden die Zellteilungen im Stengel — jedenfalls in Zone 4 — durch die Knospe gefördert. Durch WSP konnte die zellteilungsfördernde Wirkung der Knospe z. T. ersetzt werden.

Die Frage, ob dem WS beim Ablauf der Zellteilungen eine regulierende Funktion zukommt, wird bis heute nicht einheitlich beantwortet. Bei der Cambiumtätigkeit der Bäume, bei Callus- und Gallbildungen kann dem „Wuchsstoff die beherrschende Rolle" zugeschrieben werden (SÖDING 1952, S. 151). SÖDING hält es für die wahrscheinlichste Annahme, daß WS auch für das Teilungswachstum der Vegetationspunkte maßgebend ist (l. c., S. 163). Zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre „sprechen für eine Beteiligung des Wuchsstoffes auch an der Zellteilung" (POHL 1954, S. 400). Die oben angeführte Förderung der Zellteilung durch künstlichen WS erlaubt den Schluß, daß auch *die normale Regulierung der Zellteilungen durch die Knospe wenigstens teilweise über den in ihr gebildeten WS erfolgt.*

B. Wuchsstoffuntersuchungen

I. Problem und Fragestellung

Die zweigipfelige Wachstumskurve bei *Fr. meleagris* bedeutet eine Abweichung von der *großen Periode des Wachstums.* Diese Abweichung könnte wegen der räumlich und zeitlich begrenzten Streckungsfähigkeit

der Zellen (vgl. S. 312ff.) in einer Diskontinuität der Zellteilungen begründet liegen. Es wäre aber auch denkbar, daß die 2-gipfelige Wachstumskurve auf ungleichmäßige WS-Bildung bzw. -ableitung im Laufe der Vegetationsperiode zurückzuführen ist.

II. Material und Methode

Da die Frage nach der WS-Menge, die der Streckungszone zugeleitet wird, gestellt ist, wurde die Untersuchung mit Hilfe der Agar-Abfangmethode durchgeführt. Die Agar-Scheiben wurden in der von SÖDING (1952, S. 17) beschriebenen Weise ohne Zusätze hergestellt (ca. 3%iger Agar) und zum Versuch mit einem Agar-Schneider nach LUCAS auf Würfel von ca. $2^1/_2 \times 2^1/_2 \times 1{,}3$ mm Seitenlänge gebracht.

Untersucht wurden Freilandpflanzen von *Fr. meleagris*. Der natürliche Bestand (vgl. S. 302) setzt sich aus Pflanzen verschiedener Entwicklungsstadien zusammen, allerdings sind z. B. Knospen und Früchte nicht gleichzeitig zu finden. Das Bestimmen des Entwicklungszustandes der einzelnen Pflanzen setzt eine gute Kenntnis des Entwicklungsverlaufes voraus. Die Auswahl der Versuchspflanzen erfolgte mit besonderer Sorgfalt.

Für jede Versuchsreihe wurden — wenn nicht anders angegeben — 8—12 Pflanzen möglichst gleichen Alters benutzt. Die Pflanzen wurden gewöhnlich am Abend vor der Untersuchung entweder in Soden oder an der Basis abgeschnitten und, in Wasser gestellt, vom Standort geholt und blieben bis zur Verarbeitung im Garten oder im Laboratorium. (Vergleichende Untersuchungen ergaben, daß das Einstellen der Pflanzen in Wasser offenbar keine Veränderung in der WS-Menge und -verteilung hervorrief.) Da die Anfahrt zum Standort sehr zeitraubend und kostspielig war, wurde in einigen Fällen Material für mehrere Versuchsreihen gleichzeitig geholt. Diese Pflanzen blieben bis zu ihrer Verarbeitung in Soden im Garten stehen.

Zum Abfangen dienten 1 cm lange Stengelstücke aus bestimmten Abschnitten, bzw. ganze Knospen, Blüten oder Blütenteile möglichst gleich„altriger" Versuchspflanzen. Die Abfangdauer betrug ca. $1^1/_2$ Std; anschließend blieben die 12 Agar-Würfel jeder Versuchsserie zur gleichmäßigen Verteilung der abgefangenen Stoffe, auf Glasplättchen neben- und übereinander geschichtet, mindestens 1 Std in feuchter Atmosphäre stehen.

Das Abfangen erfolgte in Petri-Schalen mit feuchter Atmosphäre. Mehrere Stunden ausgekochte, mit Bohrungen und Querrinnen in Stengelstärke versehene Hartholzblöckchen erlaubten das Einstellen oder Auflegen der zu untersuchenden Pflanzenteile. Die Agar-Würfel ließen sich mit einem Spatel leicht anbringen. Im Laufe von 1—$1^1/_2$ h konnten auf diese Weise ca. 12 Versuchsserien mit je 12 Agar-Würfeln verarbeitet werden. Ein Eintrocknen der Agar-Würfel wurde bei dieser Anordnung nur selten beobachtet. Die Würfel bedeckten jeweils die basale Schnittfläche des zu untersuchenden Pflanzenteiles. Zwei Stichproben bestätigten die Annahme, daß eine WS-Leitung nur in basipetaler Richtung erfolgt.

Die Prüfung des WS-Gehaltes der Agar-Würfel erfolgte im Tageslicht-Test. Als Testpflanzen dienten Hafer-Koleoptilen der Sorte „DIPPES Siegeshafer"[1]. Für die Anzucht der Pflanzen in feuchtem Sägemehl wurde eine besondere Einrichtung gebaut: Ein mattschwarz gestrichenes Holztablett mit einer schmalen Einfaßleiste und Quadrateinteilung nahm 25 Blumentöpfe von ca. 10 cm ⌀ auf. Ein 25-fächriger, oben und unten offener, ebenfalls mattschwarz gestrichener Einsatz von 30 cm Höhe paßte, mit seinen Fächern die Quadrate des Holztabletts deckend,

[1] Der Fa. Gebr. Dippe sei herzlich für die Überlassung des Saatgutes gedankt.

genau in die Einfaßleiste hinein. Die Töpfe mit den Haferkörnern wurden in die Quadrate des Tabletts gestellt und blieben dort 1—2 Tage im Tageslicht des Anzuchtraumes. Danach wurde der Einsatz über die Töpfe gestülpt. Nach weiteren 2 Tagen hatten die Keimlinge die erforderliche Länge von ca. 1 cm erreicht. Nach Abnehmen des Einsatzes wurden die Töpfe im Versuchsraum einzeln unter Dunkelstürze gesetzt, um sie am nächsten Tage zum Test verwenden zu können. Es standen auf diese Weise 100—200 gerade Testpflanzen für jede Serie zur Verfügung.

Der Test wurde nach der von SÖDING (1952, S. 2ff.) angegebenen Methode durchgeführt.

Um die erhaltenen Krümmungswerte der verschiedenen Versuchsserien untereinander vergleichen zu können, enthielt jede Reihe IES-Kontrollen (K-Salz) in den Konzentrationen 80, 200 und 1000 γ/L. Nach den so gewonnenen Werten wurden Wirkungskurven gezeichnet und mit deren Hilfe die aus den Abfangversuchen ermittelten Krümmungswerte in IES-Äquivalente umgerechnet. Die angegebenen unbenannten Zahlen bedeuten also IES-Äquivalente in γ/L. Beim Vergleich der Krümmungswerte innerhalb einer Versuchsreihe war diese Umrechnung nicht erforderlich. Die in solchen Fällen angegebenen Winkelgrade bedeuten Krümmung der Koleoptilen.

III. Die WS-Verteilung bei Fr. meleagris im Laufe der Entwicklung

Eine Übersicht über die mit der obigen Methode ermittelten WS-Verhältnisse im Laufe der Vegetationsperiode gibt Abb. 8 (S. 317). Die Zahlen stellen Mittelwerte dar, wobei zur Mittelwertberechnung nur solche Serien Verwendung fanden, zu denen Eichkurven gezeichnet werden konnten.

1. Besprechung der einzelnen Entwicklungsstadien

a) Junges, aufrechtes Knospenstadium. Im mittleren Stengelbereich oberhalb der eigentlichen Streckungszone, zeichnet sich ein schwaches WS-Maximum ab. Dies zeigt z. B. der Versuch 1—52 vom 19. 4. 52, der Krümmungen von 1,3° im oberen, 7,0° im mittleren und 5,0° im unteren Stengelbereich ergab. Aus der Knospe ließ sich nur sehr wenig WS abfangen.

In diesem jugendlichen Entwicklungsstadium scheint die Knospe nicht der einzige WS-Lieferant zu sein. Obwohl sich in den Laubblättern kaum WS nachweisen ließ (im Mittel 0,6° bei schwankenden Werten) kann auf Grund eines anfänglichen Wachstumsrückganges nach Entblätterung (vgl. S. 312) und der genannten WS-Zunahme in basipetaler Richtung mit aller Vorsicht geschlossen werden, daß auch in den Blättern WS gebildet und der Streckungszone zugeleitet wird.

Im ganzen geben diese Pflanzen nur wenig WS an Agar ab. Der gebildete WS scheint in der Streckungszone weitgehend verbraucht zu werden, so daß er in und unterhalb dieser kaum nachzuweisen war.

b) Älteres, stark nickendes Knospenstadium. Dieses Stadium ist dadurch gekennzeichnet, daß die Knospen vielfach über 180° gekrümmt sind. Der Hauptstreckungsbereich liegt in Zone 2 (vgl. Abb. 3, S. 304, Abb. 8, S. 317). Die Zuwachskurve zeigt ihr erstes präflorales Maximum. Die abgefangenen WS-Mengen (410 γ/L) zeigen deutlich, daß die Knospe als WS-Lieferant anzusprechen ist. Auch aus dem direkt an die Knospe

anschließenden Stengelabschnitt läßt sich noch viel WS abfangen (340 γ/L). In der Streckungszone geht die WS-Abgabe zurück (205 γ/L), in den weiter basalwärts gelegenen Stengelteilen finden sich noch geringere Mengen (105 γ/L). Offenbar wird der aus der Knospenregion stammende WS großenteils in der Streckungszone verbraucht.

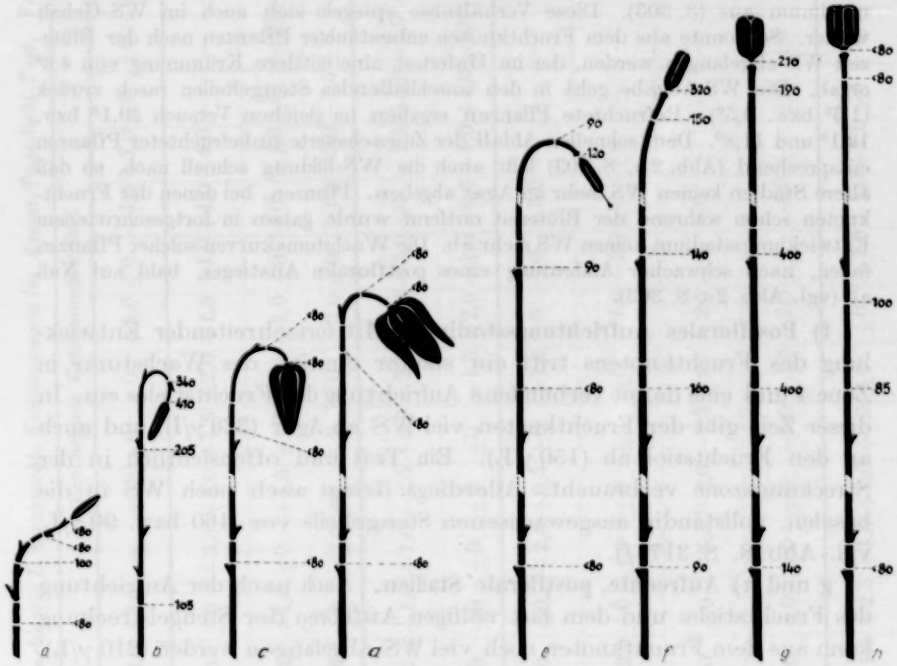


Abb. 8. An Agar-Würfel abgegebene WS-Mengen verschiedener Entwicklungsstadien von *Fritillaria meleagris* L. Die Zahlen bedeuten IES-Äquivalente (vgl. Text). Methode: Avena-Tageslicht-Test nach SÖDING

c und d) Bauchiges Knospen- und Blütenstadium. In diesem Entwicklungszustand geht die Einkrümmung der Knospe bzw. Blüte auf 180° und weniger zurück. In der Totalzuwachskurve tritt das florale Minimum auf. Der Hauptstreckungsbereich wandert von Zone 2 nach Zone 3. In diesen beiden Stadien liegen die nachweisbaren WS-Mengen in allen Teilen unter 80 γ/L. Immerhin ergeben die abgefangenen *Knospen*stoffe noch schwache Krümmungen der Testpflanzen. Das Blütenstadium stellt demnach in bezug auf das Streckungswachstum und die WS-Abgabe einen Ruhezustand dar.

e) Erstes Nachblütenstadium. Kurz nach der etwa 5 Tage währenden Blütezeit beginnt die Streckung des Fruchtstieles (Abb. 3, S. 304). Mit dem nun einsetzenden Wachstum des Fruchtknotens läßt sich wieder WS nachweisen (120 γ/L). Auch in den obersten Stengelabschnitten

ist WS vorhanden (90 γ/L). Er wird jedoch in der Streckungszone verbraucht und ist in den tiefer gelegenen Bereichen kaum festzustellen ($< 80\ \gamma$/L).

Diese erste postflorale Entwicklung des Fruchtknotens findet auch statt, wenn keine Bestäubung (Befruchtung) vorangegangen ist. Auch bei unbefruchteten Pflanzen prägt sich ein zwar schwaches, aber deutliches postflorales Wachstumsmaximum aus (S. 303). Diese Verhältnisse spiegeln sich auch im WS-Gehalt wieder. So konnte aus dem Fruchtknoten unbestäubter Pflanzen nach der Blütezeit WS abgefangen werden, der im Hafertest eine mittlere Krümmung von 4,6° ergab. Die WS-Abgabe geht in den anschließenden Stengelteilen rasch zurück (1,3° bzw. 0,5°). Befruchtete Pflanzen ergaben im gleichen Versuch 20,1° bzw. 12,1° und 11,8°. Dem schnellen Abfall der Zuwachswerte unbefruchteter Pflanzen entsprechend (Abb. 2b, S. 303) läßt auch die WS-Bildung schnell nach, so daß ältere Stadien keinen WS mehr an Agar abgeben. Pflanzen, bei denen der Fruchtknoten schon während der Blütezeit entfernt wurde, gaben in fortgeschrittenem Entwicklungsstadium keinen WS mehr ab. Die Wachstumskurven solcher Pflanzen fallen, nach schwacher Andeutung eines postfloralen Anstieges, bald auf Null ab (vgl. Abb. 2c, S. 303).

f) Postflorales Aufrichtungsstadium. Mit fortschreitender Entwicklung des Fruchtknotens tritt ein starker Anstieg des Wachstums in Zone 4 und eine damit verbundene Aufrichtung des Fruchtstieles ein. In dieser Zeit gibt der Fruchtknoten viel WS an Agar (320 γ/L) und auch an den Fruchtstiel ab (150 γ/L). Ein Teil wird offensichtlich in der Streckungszone verbraucht. Allerdings dringt auch noch WS in die basalen, vollständig ausgewachsenen Stengelteile vor (160 bzw. 90 γ/L, vgl. Abb. 8, S. 317, *f*).

g und h) Aufrechte, postflorale Stadien. Auch nach der Aufrichtung des Fruchtstieles und dem fast völligen Aufhören der Stengelstreckung kann aus dem Fruchtknoten noch viel WS abgefangen werden (210 γ/L). Die WS Leitung ist deutlich ausgeprägt, so daß sich in den mittleren Stengelbereichen WS-Äquivalente von 400 γ/L nachweisen ließen. Offenbar wird der WS nicht verbraucht, so daß es zu dieser Anreicherung kommt. Die Vermutung, daß der WS in die inzwischen durch Anschwellen zweier Niederblätter entstandene neue Zwiebel geleitet wird, um schließlich für das Austreiben im nächsten Frühjahr zur Verfügung zu stehen, konnte mit der Abfangmethode nicht bestätigt werden. Sollte der WS in eine inaktive Form übergeführt worden sein, müßten Extraktionsversuche hier nähere Aufklärung geben.

Mit dem Heranreifen des Fruchtknotens hört auch die WS-Abgabe auf. Aus solchen älteren Stadien ließ sich nur in mittleren Stengelbereichen wenig WS nachweisen (100 bzw. 85 γ/L, vgl. Abb. 8, *h*, S. 317).

2. Der Einfluß der Antheren auf WS-Bildung und WS-Ableitung

Auf Grund der Untersuchungen von LAIBACH und MASCHMANN (1933), MEIER (1936), HATCHER (1945) und vor allen Dingen von

Tabelle 2. *Durch Antherenstoffe von Fritillaria meleagris L. verursachte Krümmungen im Avena-Tageslicht-Test. Versuche 1953*

Versuch Nr.	Datum	Untersuchte Pflanzenteile	Beobachtete Krümmungswinkel												Mittelwert
B 53—7	11.4.53	junge Antheren je 1 Anth. pro Agarwürfel	+2,0	+3,0	+	−0,5	±0	±0	+3,0	±0	+1,5	+1,0	±0	±0	+10,0:12 = +0,8
C 53—10	13.4.53	junge Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	±0	±0	+3,5	+2,0	+1,5	+2,0	+1,5	+1,0	+1,0	+4,0	—	—	+16,5:10 = +1,7
C 53—11	13.4.53	wie C 53—10, Pflanze etwas älter	+2,0	+1,0	±0	+1,5	+1,5	±0	+1,0	±0	±0	+1,0	±0	−2,0	+6,0:12 = +0,5
C 53—12	13.4.53	wie C 53—11, Pflanze noch älter	−4,5	±0	−2,5	±0	±0	±0	−3,0	±0	−1,5	−2,0	−1,5	±0	−15,0:12 = −1,3
F 53—17	20.4.53	junge Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	+2,5	+1,0	+1,0	−2,5	+2,0	+2,0	+2,0	−3,0	±0	−1,5	+5,0	−2,5	+6,0:12 = +0,5
F 53—16	20.4.53	wie F 53—17, jedoch ältere, schon gelbliche Antheren	±0	±0	±0	±0	±0	−1,5	−2,0	+1,0	−0,5	+1,0	+1,0	−1,0	−2,0:12 = −0,2
G 53—13	23.4.53	junge Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	±0	±0	+2,5	+0,5	±0	+1,5	±0	±0	+3,0	—	—	—	+8,5:9 = +1,0
G 53—14	23.4.53	wie G 53—13-Preßsaft aus 1 Anth. pro 12 Agarwürfel; also 1:5 verdünnt	+2,0	±0	±0	±0	±0	±0	−1,0	−2,0	±0	±0	—	—	−1,0:10 = −0,1
G 53—17	23.4.53	1 Agarwürfel von G 53—14 auf 27 Würfel, also ca. 1:130 verdünnt	±0	±0	+0,5	+2,0	−2,5	±0	−2,5	±0	±0	—	—	—	−2,5:9 = −0,3
G 53—15	23.4.53	ältere Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	±0	±0	±0	±0	−1,0	+1,5	+2,5	±0	−4,0	±0	±0	±0	−1,0:12 = −0,1
H 53—11	24.4.53	junge Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	+1,0	+2,5	+1,0	+1,0	+1,5	±0	±0	+1,0	+1,0	+1,0	±0	—	+10,0:11 = +0,9

Tabelle 3. *Durch Antherenstoffe von Fritillaria meleagris L. verursachte Krümmungen im Avena-Tageslicht-Test. Versuche 1952*

Versuch Nr.	Datum	Untersuchte Pflanzenteile	Beobachtete Krümmungswinkel												Mittelwert
J 52—5	8.4.52	junge Antheren je 1 Anth. pro Agarwürfel	+3,5	+3,0	+2,5	+2,0	+2,0	+1,0	+2,0	±0	+2,0	+3,0	+0,5	+3,5	+25,0:12 = +2,1
J 52—6	8.4.52	junge Antheren.-Preßsaft aus 6 Anth. pro 12 Agarwürfel	+4,5	+4,0	+2,0	+2,0	±0	+6,5	+3,0	±0	±0	±0	+2,0	+2,5	+26,0:12 = +2,2
M 52—6	20.4.52	junge Antheren je 1 Anth. pro Agarwürfel	+3,0	+3,0	±0	+2,5	+2,5	+4,0	+3,0	+2,5	−1,5	+1,0	+1,5	+4,5	+26,0:12 = +2,2
Q 52—5	25.4.52	Pollen aus 6 jungen Antheren über 12 Agarwürfel geschichtet	±0	+1,0	±0	±0	+1,5	−2,0	+2,5	+1,0	±0	−1,5	−2,5	±0	±0:12 = ±0

Tabelle 4. *Wirkung verdünnter Antherenstoffe von Fritillaria meleagris L. im Avena-Tageslicht-Test. Versuche 1952*

Versuch Nr.	Datum	Untersuchte Pflanzenteile	Beobachtete Krümmungswinkel												Mittelwert
N 52—2	22.4.52	junge Antheren je 1 Anth. pro Agarwürfel	+0,5	+1,5	+0,5	+1,0	+1,5	−1,5	±0	±0	−1,5	+1,5	+1,0	+2,0	+6,5:12 = +0,5
N 52—3	22.4.52	3 Agarwürfel von N 52—2 auf 12 Würfel, also 1:3 verdünnt	±0	+1,5	±0	±0	−1,5	−2,0	±0	±0	±0	±0	−0,5	−2,5	−5,0:12 = −0,4
O 52—4	23.4.52	junge Antheren, Agarwürfel auf 1:2 verdünnt	−3,0	+2,0	−1,5	±0	+0,5	+1,5	−1,0	−1,5	−3,0	+2,0	−1,5	−1,5	−7,0:12 = −0,6

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Versuch Nr.	Datum	Untersuchte Pflanzenteile	Beobachtete Krümmungswinkel												Mittelwert
H 53—16	24.4.53	1 Agarwürfel von H 53—11 auf 27 Würfel, also ca. 1:25 verdünnt	+0,5	+1,5	+2,0	−2,5	−1,5	±0	±0	±0	−	−	−	−	±0:8 = ±0
J 53—18	29.4.53	junge Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	+1,5	−1,5	−1,5	+5,0	+2,0	+1,0	±0	+1,5	+2,0	±0	±0	±0	+10,0:12 = +0,8
L 53—15	2.5.53	alte, gelbe Antheren.-Preßsaft aus 5 Anth. pro 12 Agarwürfel	±0	±0	±0	±0	±0	±0	±0	±0	±0	±0	±0	−	±0:11 = ±0

Tabelle 5. *WS-Abgabe verschiedener Zonen im kleinen aufrechten und dicken hängenden Knospenstadium bei Fritillaria meleagris L. zur Verdeutlichung der Überlagerung von WS durch Antheren-Hemmstoff (vgl. Text). Methode: Avena-Tageslicht-Test*

Versuch Nr.	Datum	Entwicklungs-stadium	Untersuchter Pflanzenteil	Beobachtete Krümmungswinkel												Mittelwert
J 52—1	8.4.52	Kleine, noch aufrechte Knospe	Knospe	+2,0	+1,0	+4,0	−2,0	+3,5	−2,0	−3,0	−5,0	+2,5	−	−	−	+ 1,0:9 = +0,9
J 52—2	8.4.52		Zone 3	−4,0	±0	−2,5	−3,0	−2,0	±0	±0	±0	±0	+3,5	±0	±0	− 8,5:12 = −0,7
J 52—3	8.4.52		Zone 2	−2,0	−1,5	−3,5	−2,5	−2,5	−1,5	−2,5	−2,0	−3,0	−3,0	−3,0	−	−29,0:12 = −2,6
J 52—4	8.4.52		Zone 1	±0	−1,0	−2,5	±0	−1,5	−1,0	−3,0	±0	−3,0	±0	−2,0	−2,5	−16,5:12 = −1,4
F 53—15	20.4.53	Dicke, hängende Knospe	Knospe	−2,5	+	+1,5	+0,5	−2,0	±0	−	−	−	−	−	−	− 2,5:6 = −0,4
F 53—12	20.4.53		Zone 3	+	±0	−2,0	−5,0	+3,5	−3,5	±0	−1,5	±0	±0	±0	−3,5	−11,5:12 = −1,0
F 53—11	20.4.53		Zone 2	−3,5	−2,5	−5,0	−2,0	−3,5	−3,5	−1,0	−2,5	−2,0	±0	−	−	−25,5:10 = −2,6
F 53—9	20.4.53		Zone 1	−8,5	−4,5	−3,0	−6,0	−2,5	−3,5	−6,0	−2,5	−3,0	−	−	−	−39,5:9 = −4,4
G 53—4	23.4.53	wie F 53	Zone 3	+3,0	+2,5	+1,5	±0	±0	±0	±0	−4,0	−2,5	±0	±0	±0	+ 0,5:12 = ±0,0

WEINLAND (1941) war zu vermuten, daß die Antheren als WS-Bildungszentren — wenigstens in bestimmten Entwickungsstadien — in Frage kämen.

Die 1952 angestellten Untersuchungen zeigten das überraschende Ergebnis, daß Antherenstoffe zu positiven Testkrümmungen führten.

Die aus Knospen herauspräparierten jungen Antheren wurden im unteren Drittel durchschnitten und auf je 1 Agarwürfel gestellt bzw. fein zerrieben (Preß-

Versuchsnr. Datum	Entwicklungsstadium der Versuchspflanzen		Mittlere Krümmungswinkel im Avena-Test								
			Knospe			Zone 3			Zone 2			Zone 1		
			a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
B-53	a	junge aufrechte Knospe	0			1.3			2.5			-		
11.4.53	b		1.9			6.0			-			1.5		
C-53	a	junge hängende Knospe	1.4			2.7			3.7			-		
13.4.53	b		6.5			7.9			6.6			-		
	c			0			0.6			2.6			-	
D-53	a	junge überhängende Knospe	16.2			-			8.6			-		
15.4.53	c			0			-			0			-	
F-53	a	ältere hängende Knospe	0.4			1.0			2.6			4.4		
20.4.53	b		5.9			9.3			11.6			6.8		
G-53	a	dicke hängende Knospe	0			+			-			0.4		
23.4.53	b		0			2.1			-			0.5		

Abb. 9. WS-Abgabe einzelner Zonen von *Fritillaria meleagris* L. nach unterschiedlicher Behandlung der Pflanzen

saft) und über die Würfel geschichtet. Die Ergebnisse (Tabelle 2 u. 3, S. 319 und S. 320) weisen darauf hin, daß die aus Antheren abgefangenen Stoffe Hemmstoffe sind. Bei der Überprüfung im folgenden Jahre (Tabelle 4, S. 320 und S. 321) ergaben die aus jungen Antheren abgefangenen Stoffe ebenfalls positive Krümmungen im Hafertest. Dagegen zeigten die abgefangenen Stoffe älterer Antheren, die kurz vor der Öffnung eine mehr gelbliche Färbung annehmen, teils schwach positive, teils negative, teils gar keine Krümmung.

Die Untersuchungen zeigen mit großer Wahrscheinlichkeit, daß in den Antheren Hemmstoff gebildet wird. Offenbar gelangen diese Hemmstoffe auch in die oberen Stengelteile, so daß in bestimmten Entwicklungsstadien (Tabelle 5, S. 321) auch hier positive Krümmungen im Hafertest resultieren.

Trifft die Annahme der Hemmstoffbildung und -ableitung zu, so müßten die Krümmungswerte nach Entfernen der Antheren 12 h vor dem Abfangversuch zunehmen. In den Versuchsreihen ergaben die antherenlosen Pflanzen in allen Teilen (Ausnahme Zone 1 im Versuch G 53) deutlich stärkere Krümmungen als die Normalpflanzen. Wurde neben den Antheren auch der Fruchtknoten 12 h vor dem Abfangen entfernt, so lagen die im Hafertest erzielten Krümmungen niedriger als bei Normalpflanzen. Für die aus solchen *Knospen* abgefangenen Stoffe ergab der Hafertest keine Krümmungen. Das eigentliche WS-Bildungszentrum ist also offenbar der Fruchtknoten selbst (Abb. 9, S. 322).

Diese Ergebnisse bestätigen, daß der in der Knospe entstehende WS durch die Antherenstoffe überdeckt und in seiner Wirkung beeinträchtigt wird.

IV. Zusammenfassung und Diskussion der Ergebnisse

Im sehr jungen Knospenstadium bilden Fruchtknoten, Stengel und/oder Laubblätter WS, die Antheren Hemmstoff. Der WS wird durch den Hemmstoff überlagert. Nach Entfernen der Antheren 12 h vor dem Abfangversuch beobachtet man die WS-Verhältnisse ohne Überlagerung durch Hemmstoffe: Geringe WS-Abgabe der Knospe, stärkere WS-Mengen in der anschließenden Zone 3 und geringe WS-Abgabe in der sich streckenden Zone 1.

Mit fortschreitender Entwicklung nimmt die WS-Produktion im Fruchtknoten zu. Auch jetzt findet eine Überlagerung durch Hemmstoffe statt, so daß aus antherenlosen Pflanzen in allen Zonen mehr WS abgefangen werden kann. — Während des Wachstumsrückganges kurz vor und in der Blütezeit geben die Pflanzen weder unbehandelt noch nach Entfernen der Antheren nennenswerte WS-Mengen an Agar ab. — Mit der postfloralen Entwicklung des Fruchtknotens setzt eine erneute, kräftige WS-Bildung ein, die bis zum Ende der Vegetationszeit andauert. Dabei kommt es mit abklingendem Wachstum zu einer WS-Anreicherung in den basalen Stengelabschnitten.

Allgemein zeigt sich, daß Perioden großer Wachstumsintensität mit starker WS-Abgabe verbunden sind (vgl. Abb. 10, S. 324), so wie es auch für *Papaver Rhoeas* und *P. nudicaule* (Katunskij 1936a) angegeben wird.

Ein Vergleich mit den Untersuchungen von Borris und Bussmann (1939) an *Calandrinia grandiflora* ist nicht ohne weiteres möglich, da sich die WS-Untersuchungen der Autoren, die „nur einer ersten Orientierung dienen sollten" (l. c., S. 535) nur auf die WS-Abgabe der an den Inflorescenzachsen stehenden Blüten bzw. Fruchtstiele beziehen.

Dagegen zeigen die Ergebnisse der Untersuchungen an *Pulsatilla* (Kaupp 1937) eine gewisse Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Fritillaria*. Kaupp konnte zeigen, daß bei Knospen-, Blüten- und Fruchtstielen Wachstum und WS-

Gehalt der einzelnen Zonen parallel laufen. Wie bei *Fritillaria* wächst der Blütenstiel nach dem Verblühen „mit den reifenden Früchten sehr stark in die Länge" und „die Gesamtzonen oberhalb der Hochblätter führen ... etwa doppelt soviel Wuchsstoff wie die Basis" (l. c., S. 132). KAUPP stellt heraus, daß in der jeweiligen Zone des stärksten Wachstums gleichzeitig ein WS-Maximum nachzuweisen ist.

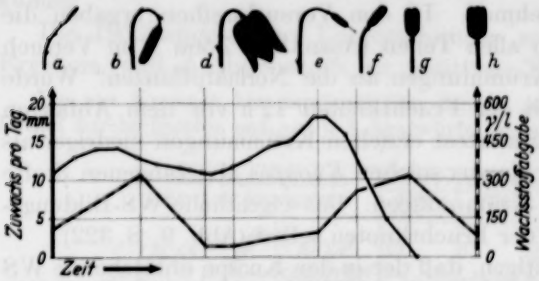


Abb. 10. Wachstumsverlauf und WS-Abgabe unbehandelter Pflanzen von *Fritillaria meleagris* L. im Laufe der Vegetationsperiode. Ausgezogene Kurve = Zuwachs pro Tag; gestrichelte Kurve = maximale WS-Abgabe der einzelnen Entwicklungsstadien in IES-Äquivalenten

Für *Fr. meleagris* trifft dieses nur bedingt zu. Schon aus Abb. 10 (S. 324) wird deutlich, daß das WS-Maximum nach der Blüte später auftritt als der Wachstumshöhepunkt. Eine Beobachtung der WS-Verteilung in der Längsachse der Pflanze (Abb. 11, S. 324) zeigt, daß die größte WS-Abgabe aller Entwicklungsstadien bis zur Auf

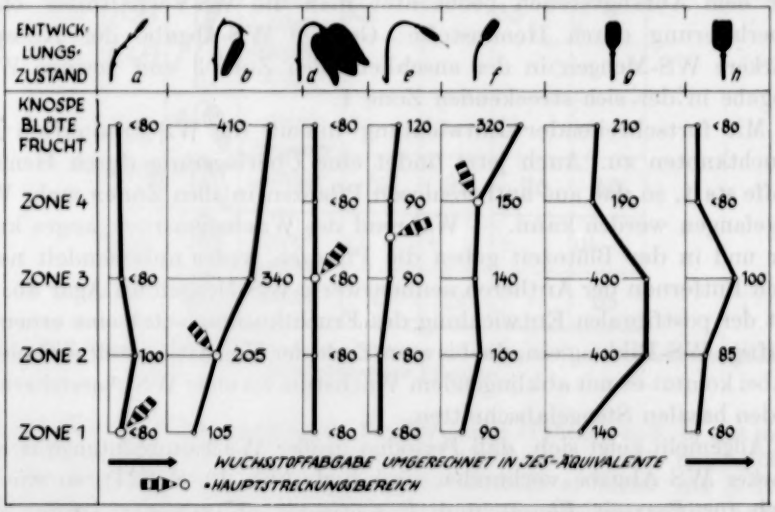


Abb. 11. WS-Abgabe der einzelnen Zonen unbehandelter Pflanzen von *Fritillaria meleagris* L. im Laufe der Vegetationsperiode zur Verdeutlichung der axialen Wanderung der WS-Maxima

richtung des Fruchtstieles oberhalb der Hauptstreckungszonen nachzuweisen ist. Erst in den älteren Fruchtstadien — mit dem Erlöschen des Streckungswachstums — verlagern sich die WS-Maxima in die basalen Stengelteile, weil der WS offenbar nicht mehr verbraucht wird.

In Untersuchungen an *Cephalaria* konnte — genau wie bei *Fritillaria* — aus Blüten*knospen* und unreifen Früchten viel, im Blütenstadium selbst kein WS abgefangen werden (SÖDING 1936). Im Gegensatz zu *Fritillaria* wird aber bei *Cephalaria* durch den postfloralen WS-Strom kein erneutes Wachstum der Fruchtstiele ausgelöst. „Das zeigt klar, daß es weniger auf die Anwesenheit des Wuchsstoffes als auf die Wachstumsbereitschaft der Zellen ankommt" (SÖDING 1936, S. 551). Eine vollkommene Bestätigung dieser Auffassung geben die oben behandelten Daten. Aus Abb. 12 (S. 325) geht hervor, daß sich das präflorale WS-Maximum, das in allen 4 Zonen gleichzeitig nachzuweisen ist, nur auf das Streckungswachstum der Zone 2 auswirkt. Zone 1 ist zu dieser Zeit bereits ausgewachsen, während Zone 3 u. 4 wohl den WS passieren lassen, aber selbst nicht stärker darauf reagieren. Das Hauptwachstum der Zone 3 fällt dagegen in die Blütezeit, während der überhaupt keine WS-Abgabe festzustellen war. Die Zellen dieser Zone erreichen offenbar erst zur Blütezeit ihre *sensible Phase* (vgl. S. 313ff.), wobei dann selbst die im Test nicht nachweisbaren WS-Mengen genügen, um die — zwar nicht immer maximale — Streckung der Zellen zu ermöglichen. Das postflorale WS-Maximum, das ebenfalls in allen 4 Zonen gleichzeitig auftritt, wirkt sich schließlich nur noch auf die allein streckungsfähigen Zellen der Zone 4 (und in einigen Fällen auch der oberen Bereiche der Zone 3) aus, während alle übrigen Zonen ausgewachsen sind und auch durch den sehr hohen WS-Gehalt nicht mehr zur Streckung veranlaßt werden können. *Im ganzen Wachstumsablauf zeigt sich eine gewisse Autonomie, eine innere Rhythmik der Zellen, die lediglich quantitativ durch den WS beeinflußt, aber doch nicht durch ihn verursacht wird.*

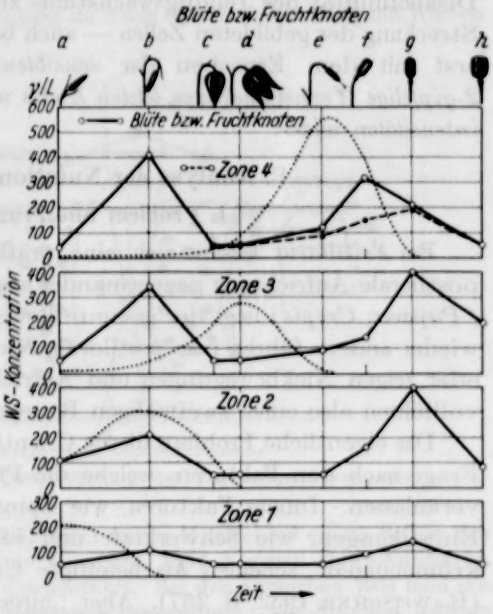


Abb. 12. Zuwachswerte und WS-Abgabe der einzelnen Zonen unbehandelter Pflanzen von *Fritillaria meleagris* L. im Laufe der Vegetationsperiode. Ausgezogene und gestrichelte Kurven = mittlere WS-Abgabe der Blüte bzw. des Fruchtknotens und der 4 Stengelzonen in den angedeuteten Entwicklungsstadien. — Punktierte Kurven = Zuwachskurven der zugehörigen Stengelzonen

Das wird besonders bei den Versuchen deutlich, in denen nach dem Entfernen der jungen Knospe die Schnittstelle mit WSP versehen wurde (S. 311). Trotz des doch mehr oder weniger gleichmäßigen oder zumindest nicht den natürlichen Schwankungen entsprechenden WS-Stromes zeigen die Wachstumskurven einen dem Normalfalle prinzipiell ähnlichen Verlauf. Diese innere Rhythmik ist wohl am besten mit einer Diskontinuität des Teilungswachstums zu erklären (vgl. S. 315). Da die Streckung der gebildeten Zellen — auch bei genügendem WS-Angebot — erst mit dem Erreichen der *sensiblen Phase* einsetzt, *spiegelt die 2-gipfelige Wachstumskurve letzten Endes nur den Verlauf der Zellteilungsintensitäten wider.*

C. Analyse der Nutationsbewegungen

I. Problem und Fragestellung

Bei *Fritillaria* lassen sich eine präflorale Nickbewegung und eine postflorale Aufrichtung gegeneinander abgrenzen. Bei anderen Pflanzen *(Papaver, Crepis)* liegt der gesamte Bewegungsablauf vor der Blütezeit, wieder andere führen nur postflorale Nickbewegungen aus *(Tussilago)* oder zeigen Nickbewegungen und Aufrichten vor und nach der Blüte, vollführen also einen zweimaligen Bewegungsablauf *(Calandrinia)*.

Das eigentliche Problem dieser Orientierungsbewegungen liegt in der Frage nach den Faktoren, welche die Pflanze zu solchen Bewegungen veranlassen. Innere Faktoren, wie Epinastie oder Hyponastie, äußere Einwirkungen, wie Schwerkraft und Licht, aber auch „vitale Lastkrümmungen" scheinen als beteiligte Ursachen in Frage zu kommen (RAWITSCHER 1932, S. 257). Aber „nirgends liegen die Verhältnisse so eindeutig, daß wir Einblick in das Getriebe der Umschaltung ... gewinnen könnten" (RAWITSCHER 1932, S. 274).

Mit der Übertragung der Vorstellungen der WS-Lehre auf die Theorie der Tropismen „fällt auch ein Licht auf die mannigfaltigen Bewegungen der Blüten- und Fruchtstiele". Positiver und negativer Geotropismus erscheinen lediglich quantitativ verschieden, indem das positiv reagierende Organ eine überoptimale, das negativ reagierende eine unteroptimale WS-Menge besitzt. In der Tat ergaben WS-Untersuchungen, „daß allgemein die nickenden Stadien .... sich durch einen großen Wuchsstoffgehalt der Stiele auszeichneten, während die aufgerichteten Stadien ... wuchsstoffarme Stiele besaßen" (SÖDING 1952, S. 116/117). Aber auch diese Ergebnisse können offenbar nicht verallgemeinert werden. Nach GIMESI und FARKAS (1949) tritt die postflorale Einkrümmung der Blütenstiele von *Tradescantia virginica* bei nicht zu starker Auxinmenge ein. Die WS-Untersuchungen an *Fr. meleagris* zeigen (Abb. 8, S. 317), daß aus den sich *aufrichtenden* Fruchtstielen bedeutend mehr WS abgefangen werden kann als aus *nickenden* Blüten.

II. Material und Methode

Als Material dienten die gleichen *Fritillarien*, die für die Wachstumsmessungen benutzt wurden; also Freilandpflanzen vom natürlichen Standort für Freilandmessungen und Pflanzen, die nach dem Ausgraben am Standort zur Beobachtung ins Gewächshaus gebracht wurden. Als Krümmungswinkel gilt die Neigung des apikalen Sproßteiles gegenüber dem — in den weitaus meisten Fällen ± senkrecht nach oben zeigenden, basalen Stengelabschnitt. Krümmungswinkel 0° bedeutet Stellung senkrecht nach oben und 180° senkrecht nach unten. Geht die Krümmung über 180° hinaus, so wird diese Richtung im Sinne der Winkelmessung mit Werten über 180° angegeben.

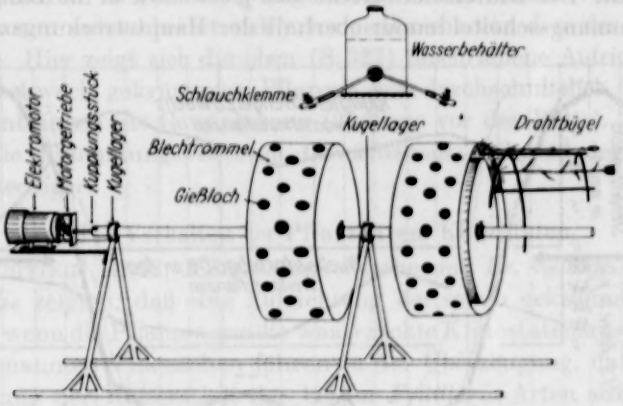


Abb. 13. Schema der Klinostatenversuche in der Vegetationsperiode 1954

Klinostatenversuche wurden 1952 unter freiem Himmel auf einem Balkon des Instituts für Allg. Botanik der Univ. Hamburg, 1954 in einem Gewächshaus im Botanischen Garten in Hamburg durchgeführt. Bei den Versuchen 1954 fand die in Abb. 13 (S. 327) dargestellte Apparatur Verwendung. Am Standort wurden die Pflanzen mit der Grassode in den Blechkranz dicht nebeneinander eingesetzt. Ungleichgewichte konnten bei Versuchsbeginn leicht mit Bleistücken, die sich durch die Gießlöcher in die Erde drücken ließen, ausgeglichen werden. Die Feuchtigkeitsverhältnisse ließen sich gut regulieren.

III. Der normale Verlauf der Nutationsbewegung

Kurz nach Durchbrechen der Erdoberfläche beginnt die erste Einkrümmung der Sproßachse in Höhe oder kurz unterhalb des untersten Blattansatzes. Die Pflanzen erscheinen — besonders bei kaltem Wetter — plagiotrop dem Boden angepreßt, ganz ähnlich, wie dies auch für *Pulsatilla* beschrieben wird (ZIMMERMANN 1932, S. 426). Bringt man solche Pflanzen ins Gewächshaus, so richten sie sich im Laufe eines Tages vorübergehend vollständig auf. Bei den Standortpflanzen dagegen nimmt die Krümmung weiter zu. Im Laufe von 6—12 Tagen nach Beginn der Einkrümmung ist die 180°-Stellung erreicht. Der Krümmungsscheitel liegt jetzt in Höhe des 3.—4. Laubblattes, also in Zone 2. Zone 1 hat sich zu diesem Zeitpunkt schon vollständig gestreckt. Der

Krümmungsscheitel wandert im Laufe der Entwicklung weiter apikalwärts. Vielfach treten Überkrümmungen über 180° auf. Während der Blütezeit nicken die Pflanzen mit 160—170°. Der Krümmungsscheitel liegt jetzt etwa an der Basis der Zone 4 (Blütenstiel), die eine Länge zwischen 10 und 30 mm aufweist, also kaum mit der Streckung begonnen hat. Stengelzuwachs und WS-Abgabe weisen zu dieser Zeit ihr florales Minimum auf. Schon während der Anthese setzt wieder eine stärkere Krümmung ein, die nach dem Verblühen vielfach wieder über 180° hinausgeht. Der Blütenstiel streckt sich jetzt stark in die Länge, wobei der Krümmungsscheitel immer oberhalb der Hauptstreckungszone liegt.

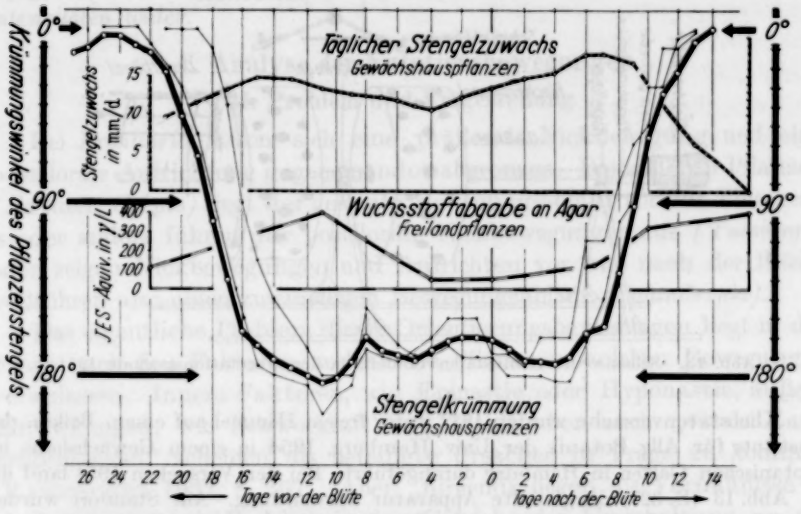


Abb. 14. Krümmungsverlauf, täglicher Stengelzuwachs von *Fritillaria*-Pflanzen während der Entwicklung im Gewächshaus und WS-Abgabe von Freilandpflanzen. Starke, ausgezogene Kurven = Krümmungsverlauf (Mittelwerte von 24 Einzelpflanzen); dünne, ausgezogene Kurven = Krümmungsverlauf von 2 Einzelpflanzen; punktierte Kurve = Stengelzuwachs; gestrichelte Kurve = WS-Abgabe

Die WS-Untersuchungen zeigen ein Ansteigen der WS-Abgabe. Fünf bis acht Tage nach der Blüte, etwa zur Zeit des postfloralen Wachstumsmaximums, beginnt die Aufrichtung der Stiele. Nach weiteren 5—8 Tagen — also schon *vor* Beendigung des postfloralen Wachstums — ist die 0°-Stellung erreicht.

Für die Zeit vor und während der Anthese zeigt sich eine gewisse Parallelität zwischen WS-Abgabe, Zuwachs und Krümmungswinkel. Besonders deutlich ist das Zusammenfallen der präfloralen Überkrümmung über 180° mit dem WS-Maximum und die Abnahme des Krümmungswinkels bei gleichzeitigem Rückgang der WS-Abgabe kurz vor und während der Blütezeit. Auch die anfängliche Krümmungszunahme am Ende der Anthese tritt gemeinsam mit der Zunahme der WS-Abgabe

auf. Es scheint sich auch für *Fritillaria* zu bestätigen, daß hoher WS-Gehalt mit der Einkrümmung der Achse verbunden ist, so wie dies für *Calandrinia* von BORRIS und BUSSMANN (1939) und von KATUNSKIJ (1936a) für *Papaver*, *Crepis* und *Tussilago* beschrieben wurde.

Bei der Aufrichtungsbewegung nach der Blütezeit liegen die Verhältnisse allerdings anders. Hier steigt die WS-Abgabe bei gleichzeitiger *Auf*richtung weiterhin an. Die Aufrechtstellung ist bereits vor dem Erlöschen des Gesamtwachstums erreicht.

Der in Abb. 14 (S. 328) gezeigte Krümmungsverlauf von Gewächshauspflanzen unterscheidet sich prinzipiell nicht von dem der Standortpflanzen. Hier zeigt sich die oben (S. 327) beschriebene Aufrichtung der bereits schwach gekrümmten Pflanzen von durchschnittlich 15° auf 0° beim Einbringen ins Gewächshaus (27 Tage vor der Blüte). Insgesamt liegen die Krümmungswerte im Gewächshaus während der Blütezeit etwas niedriger.

IV. Verhalten der Pflanzen am Klinostaten

VOECHTINGS (1882) Klinostatenversuche mit *Fr. meleagris* und *Fr. imperialis* zeigten, daß eine Aufrichtung der schon gekrümmten Stiele eintritt, wenn die Pflanzen um die waagerechte Klinostatenachse rotieren. „Alle genannten Thatsachen führen zu der Überzeugung, daß auch die Krümmung der Blütenstiele der beiden *Fritillaria*-Arten auf positiven Geotropismus zurückzuführen ist, daß ferner die Stiele Rectipetalität besitzen. — Worauf die Streckung der Fruchtstiele beruht, wurde auch hier nicht festgestellt. Vermutlich wird dieselbe durch negativen Geotropismus und Rectipetalität bedingt" (l. c., S. 148).

Die mit der oben (S. 327) beschriebenen Apparatur angestellten Untersuchungen führten zu ähnlichen Ergebnissen. Nickende Knospen- und Blütenstadien richten sich im Verlaufe von 1—3 Tagen auf dem Klinostaten auf (d. h. in die physikalische Waagerechte) und behalten diese Stellung im Laufe der weiteren Entwicklung bei.

Anders verhalten sich dagegen Pflanzen, die beim Aufsetzen auf den Klinostaten gerade mit der Nutationsbewegung beginnen, also eine schwache Krümmung von 5—40° aufweisen. Von 19 am Gewächshausklinostaten untersuchten Pflanzen verstärkte sich bei 9 die Krümmung im Laufe der ersten 6—12 h um 10—40° (Mittel 20°). Dann richteten auch sie sich auf und behielten die aufrechte Stellung bei. 5 schwach gekrümmte Pflanzen richteten sich ohne vorherige Krümmungszunahme auf; 5 Exemplare, die im aufrechten Knospenstadium eingesetzt wurden, behielten diese Stellung bei. Bei den unter freiem Himmel klinostatierten Pflanzen zeigte sich die gleiche Erscheinung in verstärktem Maße. Von 13 untersuchten schwach gekrümmten Pflanzen wiesen 11 Exemplare eine vorübergehende Krümmungszunahme um 10—35° (Mittel 22°) auf, 2 richteten sich sofort auf.

Diese Befunde erinnern an die Ergebnisse von ZOLLIKOFER (1929, S. 278), die bei ihren Klinostatenversuchen mit *Tussilago* ebenfalls eine anfängliche Überkrümmung der Stiele beobachtete. Auch WIESNER

(1902, S. 755; cit. nach RAWITSCHER 1932, S. 259), hatte ähnliche Beobachtungen an Knospen von *Papaver Rhoeas* gemacht.

Bringt man klinostatierte, also aufrechte Pflanzen wieder in die Normallage zurück, so beginnt sehr bald eine Nutation des Stieles. Nach 1—2 Tagen wird die dem jeweiligen Entwicklungszustand der Pflanze entsprechende Nicklage — sowohl der Stärke als auch der Lage des Krümmungsscheitels nach — eingenommen. Dies konnte an Knospen-, Blüten- und Fruchtstielen beobachtet werden. Ältere, klinostatierte Fruchtstiele krümmten sich dagegen — in die Normallage gebracht — nicht wieder ein.

Es müssen also im Laufe der Entwicklung — auch auf dem Klinostaten — Veränderungen vor sich gegangen sein, welche die Einkrümmung nur an der dem jeweiligen Entwicklungsstadium entsprechenden Stelle zulassen.

Wurden ältere, gekrümmte Fruchtstiele auf den Klinostaten gebracht, so richteten sich auch diese im Laufe von 1—3 Tagen auf, auch dann, wenn die normale Aufrichtungsbewegung bereits wieder eingesetzt hatte. Solche Stadien waren daran zu erkennen, daß sie, nach dem Klinostatieren wieder in Normallage gebracht, keine neuerliche Nutationsbewegung mehr durchführten. Es ist demnach sehr unwahrscheinlich, daß die Aufrichtung der Fruchtstiele durch negativen Geotropismus (VOECHTING 1882, S. 65) bedingt ist, da sie auch auf dem Klinostaten erfolgt. Die postflorale Aufrichtung muß vielmehr auf innere Ursachen (Rectipetalität) zurückgeführt werden (vgl. S. 329).

V. Experimentelle Beeinflussung der Nutationsbewegungen

1. Experimente während der Blütezeit

Schon VOECHTING (1882) untersuchte den Krümmungsverlauf bei *Fr. meleagris* nach dem Entfernen der Blüte. Der Blütenstiel blieb zunächst gekrümmt, „später dagegen streckte er sich nahezu völlig gerade, und zwar etwa zu derselben Zeit, als die Fruchtstiele ihre Aufrichtung begannen". Die unveröffentlichten Untersuchungen FITTINGS und die Beobachtungen von SCHULZ (1921) zeigten, daß sich dekapitierte Pflanzen in 5—9 Tagen vorzeitig aufrichten.

Während der Blütezeit dekapitierte Gewächshauspflanzen richten sich sofort auf, erreichen aber nicht ganz die Senkrechtstellung. Die vorübergehende, postflorale Krümmungszunahme der Normalpflanzen fehlt. Versieht man die Pflanzen nach der Dekapitation mit WSP, so zeigt sich eine Zunahme des Krümmungswinkels. Sehr bald setzt dann allerdings eine übernormal schnelle Aufrichtung ein, so daß die Senkrechtstellung früher als normal erreicht wird (Abb. 15, S. 331).

Ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn nur der Fruchtknoten gegen Ende der Blütezeit entfernt wird (Abb. 16, S. 331, ausgezogene Kurve). Hier setzt sich die begonnene Krümmungszunahme noch fort. Dann

richten sich die Stielstümpfe aber früher als normal auf. Auch hier wird die Senkrechtstellung nicht immer voll erreicht. Die Mittelkurve zeigt entsprechend eine geringe Krümmungszunahme gegen Ende der Vegetationsperiode.

Unbefruchtete Pflanzen (durch Entfernen des Griffels) zeigen eine ähnliche Abwandlung des Krümmungsverlaufes (Abb. 16, S. 331, gestrichelte Kurve). Das Wachstum solcher Pflanzen steigt nach der Blütezeit nur geringfügig an (Abb. 2b, S. 303).

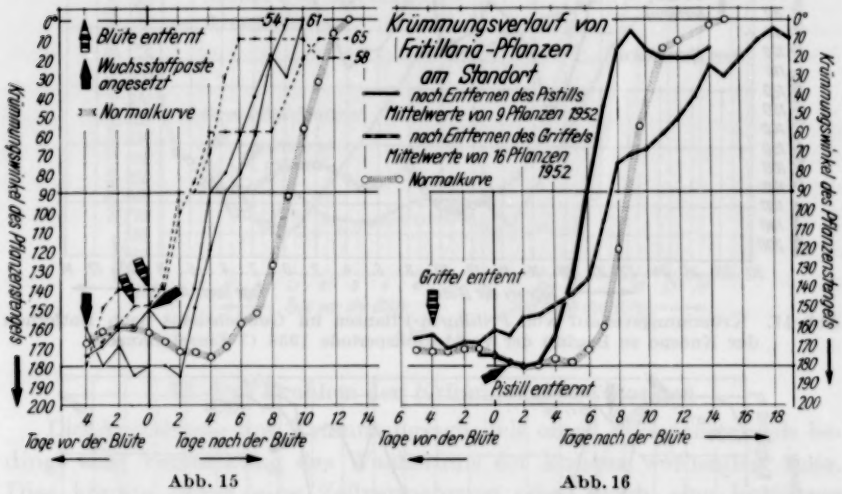


Abb. 15 Abb. 16

Abb. 15. Krümmungsverlauf von *Fritillaria*-Pflanzen im Gewächshaus nach Entfernen der Blüte (gestrichelte Kurve) bzw. nach Ersatz der Blüte durch eine WSP (ausgezogene Kurven). — (Vegetat.-Periode 1954)

Die „normale" Krümmungskurve scheint demnach nur dann erreicht zu werden, wenn Wachstum und WS-Angebot in genau abgewogenem Verhältnis zueinander stehen (vgl. S. 336ff.).

2. Experimente zu Beginn der Vegetationsperiode

a) Entfernen der jungen Knospe bzw. des Fruchtknotens. Bei großen individuellen Unterschieden folgt der Krümmungsverlauf dekapitierter Pflanzen (Abb. 17, S. 332) anfangs etwa dem Normaltypus. Später bleibt der Winkel sehr viel kleiner als normal und geht dann langsam auf Null zurück. Wird die Knospe dagegen durch eine WSP ersetzt (Abb. 18, S. 332), so treten etwa bis zur theoretischen Blütezeit wesentlich stärkere Krümmungen auf. Diese liegen im allgemeinen etwas niedriger als bei Normalpflanzen, erreichen aber für kurze Zeit etwa 180°. Es setzt dann sehr bald eine steilere Aufrichtung der Stiele ein, so daß die Senkrechtstellung schon gegen Ende der theoretischen Anthese erreicht wird.

Die Krümmungskurven fruchtknotenloser Pflanzen zeigen die gleichen Tendenzen in schwächerer Ausprägung. Auf eine genauere Darstellung wird daher verzichtet.

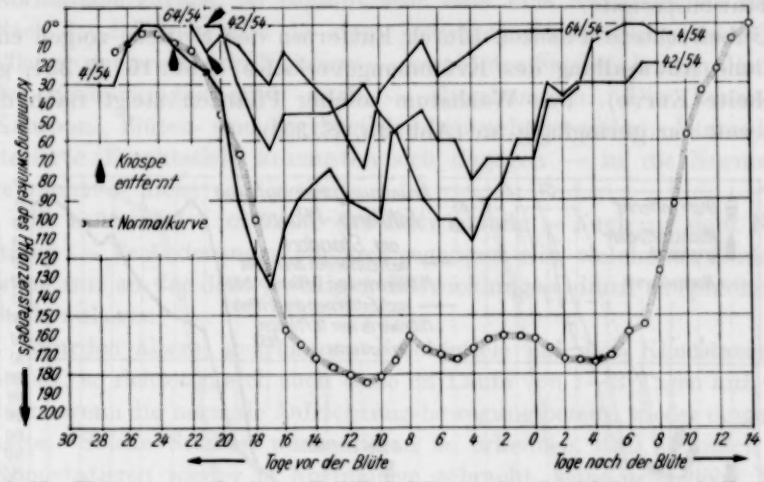


Abb. 17. Krümmungsverlauf von *Fritillaria*-Pflanzen im Gewächshaus nach Entfernen der Knospe zu Beginn der Vegetationsperiode 1954 (3 Einzelpflanzen)

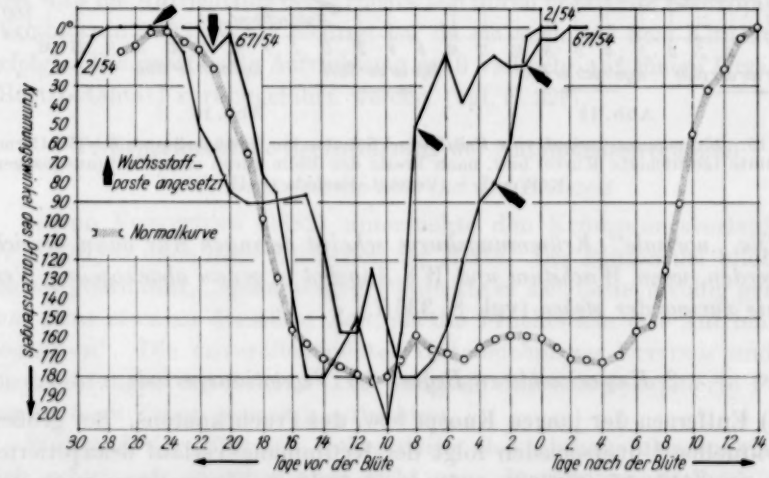


Abb. 18. Krümmungsverlauf von *Fritillaria*-Pflanzen im Gewächshaus nach Ersatz der zu Beginn der Vegetationsperiode 1954 entfernten Knospe durch eine WSP (2 Einzelpflanzen)

b) Entfernen der Antheren. Der Verlauf der Krümmungskurven antherenloser Pflanzen deutet in die gleiche Richtung. Der Krümmungswinkel ist während der Zeit, da die Antheren Hemmstoffe bilden würden — also vor der Anthese —, kleiner als normal, gleicht sich aber schon während der Blütezeit dem Normalverlauf an (Abb. 19, ausgezogene Kurve).

Wird im nickenden Knospenstadium neben den Antheren auch noch der Fruchtknoten entfernt, so setzt schon wenige Tage nach dem Eingriff die Aufrichtungsbewegung — allerdings nicht ganz bis zur Senkrechten — ein (Abb. 19, gestrichelte Kurve).

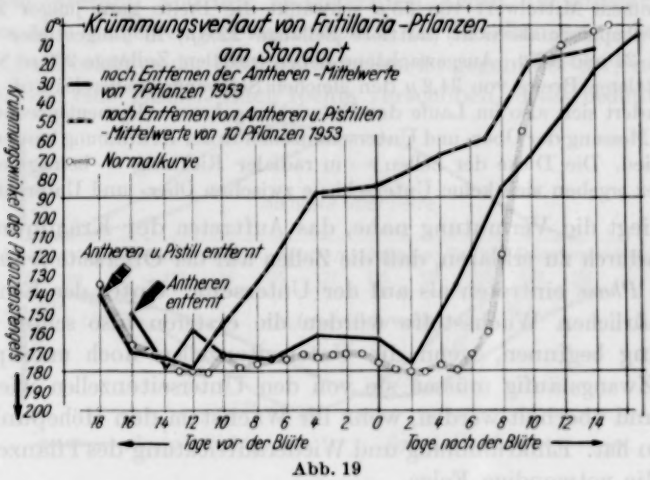

Krümmungsverlauf von Fritillaria-Pflanzen am Standort
noch Entfernen der Antheren - Mittelwerte von 7 Pflanzen 1953
noch Entfernen von Antheren u. Pistillen - Mittelwerte von 10 Pflanzen 1953
Normalkurve
Antheren u. Pistill entfernt
Antheren entfernt
Krümmungswinkel des Pflanzenstengels
0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 110 120 130 140 150 160 170 180 190 200
18 16 14 12 10 8 6 4 2 0 2 4 6 8 10 12 14
Tage vor der Blüte
Tage nach der Blüte

Abb. 19

VI. Das Problem der Krümmungsbewegungen

Die Ausbildung des Krümmungsscheitels eines Pflanzenstengels bedingt eine Verstärkung des Wachstums der konvex werdenden Seite. Dies könnte durch eine Zellvermehrung oder durch eine kräftigere Streckung der Zellen auf der „Oberseite" erreicht werden.

Ein Vergleich der Zellängen auf der konvexen und der konkaven Seite im Krümmungsbogen (Methode wie im Kap. I, S. 305ff. besprochen) ergab eine ganz eindeutige Verlängerung der Zellen zugunsten der Oberseite. Die stärkste Differenz zeigte sich im Krümmungsbogen selbst, in dem die Oberseitenzellen zwischen 1,2 und 1,4 (in einem Falle 1,7) mal so lang sind wie diejenigen der Unterseite. Bei einer Stengelstärke von 2 mm wäre für eine Kreiskrümmung mit einem Radius von 10 mm ein Längenverhältnis der Oberseite zur Unterseite von

$$\frac{2\pi r_a}{2\pi r_i} = \frac{10}{8} = 1{,}25$$

gegeben. Die beobachtete Längendifferenz liegt also durchaus in dem zu erwartenden Bereich.

Oberhalb des Krümmungsscheitels nimmt der Längenunterschied der Zellen ab. In den bereits gestreckten Zellen unterhalb der Krümmungszone sind rundherum die gleichen Zellängen vorhanden.

Die Krümmung kommt also bei *Fritillaria* dadurch zustande, daß sich die Zellen der einen Seite stärker strecken als die gegenüberliegenden und zwar in einem Stadium, in dem die Zellen etwa $^1/_4$—$^1/_5$ ihrer Endlänge erreicht haben, d. h. also noch am Anfang der *großen Periode des Wachstums* stehen. Im Laufe der weiteren Entwicklung gleicht sich dieser Unterschied aber wieder aus, so daß sich der Stengel aufrichtet.

Die anatomische Untersuchung nickender Stengelabschnitte von *Parthenocissus* zeigte nach KAUPP (1937), daß die Unterseite mehr in die Dicke wächst, während sich die Oberseitenzellen hauptsächlich strecken. Hierfür ergeben sich bei *Fritillaria* keine Anhaltspunkte.

Bei einem Mittelwert von 35 μ schwankt die Breite ganz junger Zellen der ersten Subepidermalschicht (mittlere Zellänge 22,5 μ) in tangentialer Richtung zwischen 24 und 43 μ. Ausgewachsene Zellen (mittlere Zellänge 260 μ) weisen bei einer mittleren Breite von 34,2 μ den gleichen Schwankungsbereich auf. Die Zellbreite ändert sich also im Laufe der Entwicklung kaum. Dementsprechend ergab auch die Messung der Ober- und Unterseitenzellen in der Krümmung keinen Breitenunterschied. Die Dicke der Zellen — in radialer Richtung — beträgt etwa 30 μ. Auch hier ergeben sich keine Unterschiede zwischen Ober- und Unterseitenzellen.

Es liegt die Vermutung nahe, das Auftreten der Krümmungsbewegung dadurch zu erklären, daß die Zellen auf der Oberseite *früher* in die *sensible Phase* eintreten als auf der Unterseite. Unter der Einwirkung der natürlichen Wuchsstoffe würden die ersteren also schon mit der Streckung beginnen, wenn die Unterseitenzellen noch unempfindlich sind[1]. Zwangsläufig müssen sie von den Unterseitenzellen wieder eingeholt und überholt werden, wenn ihr Wachstum den Höhepunkt überschritten hat. Einkrümmung und Wiederaufrichtung des Pflanzenorgans wären die notwendige Folge.

Eine geïsch hervorgerufene Querverschiebung von Hemmstoffen könnte zu einer Entwicklungsverzögerung der Unterseite führen.

In Abb. 20 (S. 335) ist versucht, diese Vorstellungen in einem Schema wiederzugeben. Der Wachstumsverlauf der Oberseiten- und der Unterseitenzellen — beide der *großen Periode des Wachstums* folgend — ist getrennt dargestellt. Alle Zellen durchlaufen — von einer bestimmten Anfangslänge, die bei *Fritillaria* etwa $^1/_{10}$ der Endlänge ausmacht, ausgehend — nach dem Eintritt in die Streckungsphase diese Zuwachskurve. Der Abstand der einzelnen Kurvenpunkte von der waagerechten Achse gibt die Streckungsgeschwindigkeit an, die für die Zelle im dazugehörigen Zeitpunkt gilt. Die tatsächlich erreichte Zellänge entspräche der Summe aller *vor* diesem Zeitpunkt liegenden Zuwachsraten, zuzüglich der genannten Ausgangslänge.

In der Streckungszone des Stengels liegen Zellen mit verschiedenen Streckungsraten hintereinander. Die apikalen (im Schema linken) Zellen treten bei geringer Streckungsgeschwindigkeit gerade in die Streckungsphase ein, das Kurvenmaximum entspricht der Hauptstreckungszone, während die basalen (im Schema rechten) Zellen die Zuwachskurve bereits durchlaufen haben, also bei abnehmender

[1] In seinen kürzlich veröffentlichten Untersuchungen an *Anagallis*, *Impatiens* und *Cyclamen* führt VARDAR (1955) die Änderung der plagiotropen Knospenstellung dieser Pflanzen unter anderem auf eine unterschiedliche WS-Empfindlichkeit der dorsalen und ventralen Seite zurück. Diese Beobachtung fügt sich gut in die obigen Vorstellungen ein.

Streckungsgeschwindigkeit der definitiven Endlänge zustreben. Bei einer solchen Interpretation des Schemas zeigen die Kurven ein Bild der Streckungsverhältnisse in einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung. Die waagerechte Achse wird zur Pflanzenachse. Die Kurvenpunkte geben mit ihrem Abstand von der waagerechten Achse die Streckungsrate an, in der sich die jeweiligen Zell*komplexe* der Streckungszone befinden.

Die Zuwachskurve der Unterseitenzellen ist gegenüber derjenigen der Oberseite um eine Einheit nach rechts verschoben. Dies bedeutet, daß

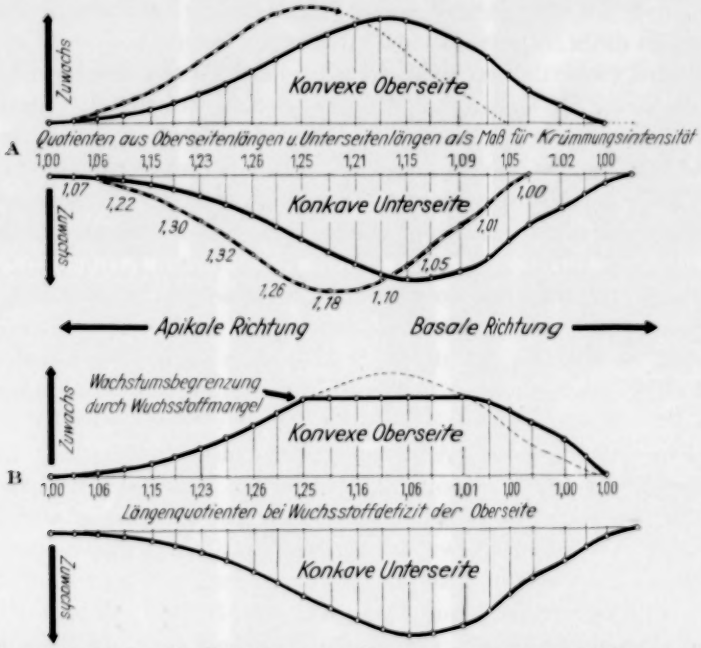


Abb. 20 A u. B. Schema der Entstehung von Nutationsbewegungen (Erklärung siehe Text)

die Unterseitenzellen eine Zeiteinheit später in die Streckungsphase eintreten als die Oberseitenzellen, dann aber die gleiche Zuwachskurve durchlaufen. Die jeweiligen tatsächlich erreichten Zellängen der Ober- und Unterseitenzellen sind nun in Vergleich gesetzt und als *Längenquotienten* eingetragen. Je größer dieser *Längenquotient* ausfällt, desto stärker ist die daraus resultierende Krümmung. Die Größe 1,00 gibt die Aufrechtstellung an.

Die *Längenquotienten* nehmen kurz nach dem Eintritt der Zellen in die Streckungsphase rasch zu; schon vor dem eigentlichen Zuwachsmaximum erreichen sie ihren größten Wert und fallen schließlich wieder auf 1,00 ab. Das würde bedeuten, daß die stärkste Krümmung des Pflanzenstengels bereits *vor* dem Maximum der Zuwachskurve auftritt. Es muß also der Krümmungsscheitel — wie es auch in der Natur zu beobachten ist — *oberhalb* der Hauptstreckungszone liegen.

Mit fortschreitender Entwicklung treten am apikalen (im Schema linken) Ende immer neue Zellen in die Streckungsphase ein. Am basalen (im Schema rechten) Ende erreichen immer mehr Zellen ihre definitive Endlänge. Die Kurven verschieben sich also nach links. Das Schema macht deutlich, daß mit der Wanderung der Streckungszone in apikaler Richtung auch der Krümmungsscheitel in dieser Richtung wandern muß, und zwar so lange, wie noch neue Zellen in die Streckungsphase eintreten. Wenn dagegen die obersten Zellen die Zuwachskurve durchlaufen, muß sich der Stengel schließlich endgültig aufrichten. Die Aufrichtung in die Senkrechte ist näherungsweise bereits vor dem Erlöschen des Gesamtwachstums erreicht, so wie es auf Grund des Krümmungsverlaufes der *Fritillarien* (vgl. Abb. 14, S. 328) gefordert werden muß.

Mit der gestrichelten Kurve im Teil A des Schemas ist ein steilerer Verlauf der Zuwachskurven angedeutet. Die Streckungsphase würde in diesem Falle schneller durchlaufen. Die kursiv gesetzten *Längenquotienten* geben an, daß die Krümmung früher und stärker einsetzt, dann aber auch schneller zurückgeht. Das würde einem engen Krümmungsbogen der Pflanzen entsprechen, so wie er bei *Fr. meleagris* im überhängenden Knospenstadium bei starker WS-Abgabe und steiler Wachstumskurve in Zone 2 zu finden ist (Abb. 12, S. 325). Die flache Wachstumskurve der Zone 3 führt dagegen während der Blütezeit bei geringer WS-Produktion zu einem schwächeren, weiten Krümmungsbogen.

Um die beschriebenen Wachstumsverhältnisse zu verwirklichen, ist eine ausreichende WS-Versorgung notwendig. WS-Mangel führt selbst bei großer Streckungsbereitschaft der Zellen über eine flache, aber länger anhaltende Wachstumskurve zu geringeren Krümmungswerten. Auf diese Weise fände die Beobachtung, daß starkes Nicken und hoher WS-Gehalt korrespondieren, eine Erklärung (vgl. S. 326). Immer aber ist die Streckungsbereitschaft der Zellen Voraussetzung. Selbst starker WS-Überschuß kann keine Längendifferenz, also keine Krümmung verursachen, wenn nicht genügend streckungsbereite oder nur noch solche Zellen vorhanden sind, die das Zuwachsmaximum bereits überschritten haben. Dieser Fall trifft offenbar für die endgültige Aufrichtungsbewegung bei *Fritillaria* zu, die bei zunehmender WS-Abgabe durch die sich entwickelnde Frucht beginnt.

Im waagerechten Teil des Krümmungsbogens ist eine WS-Querverschiebung (CHOLODNY 1926) anzunehmen. Bei geringem WS-Angebot wird also zunächst auf der konvexen Seite WS-Mangel auftreten, während der WS der Unterseite für die normale Streckung der Zellen ausreicht. Dieser Fall ist im Schema B (S. 335) dargestellt. Es zeigt sich eine sehr schnelle Abnahme der *Längenquotienten*.

Demnach wären also ständig zwei entgegengesetzt wirkende Faktoren zu berücksichtigen: Einerseits die Entwicklungsverzögerung der physikalischen Unterseite (eventuell durch Querverschiebung von

Hemmstoffen), die zur Einkrümmung führt; andererseits die Ansammlung von WS auf dieser Seite, die die Aufrichtung begünstigt. Das bedeutet also eine positiv geotropische und eine negativ geotropische Komponente, so wie es STOLLEY (1927, S. 73) für *Tussilago*-Stiele fordert, in denen „positiver und negativer Geotropismus zu gleicher Zeit vorhanden" sein sollen.

Abb. 21. Umkehrung der Krümmungsrichtung bei *Fritillaria meleagris* L. durch einseitiges Unterbrechen des WS-Stromes aus der Blütenregion

Diese Vorstellungen gestatten einen kleinen Einblick in „das Getriebe der Umschaltungen" (vgl. S. 326) und machen verständlich, daß schon geringe WS-Schwankungen, die sich im Gesamtwachstum gar nicht bemerkbar zu machen brauchen, einen Einfluß auf die Nutationsbewegung auszuüben vermögen.

Der WS-Quertransport erfolgt, wie Aufrichtungsversuche waagerecht gelegter *Fritillarien* zeigen, sehr schnell. Die Aufrichtung der Knospe in die dem Entwicklungszustand zugehörige Nicklage ist bereits 10—12 h nach Versuchsbeginn erfolgt. Dadurch wird die anfängliche

Verstärkung oder Fortführung der Krümmungsbewegung auf dem Klinostaten verständlich (vgl. S. 329). Während der WS-Überschuß der physikalischen Unterseite, also die Aufrichtungskomponente, durch das Klinostatieren rasch beseitigt wird, hält der physiologische Vorsprung der konvexen Seite zunächst noch an. Erst wenn die Zellen der Konkavseite den Entwicklungsvorsprung der Konvexseitenzellen, der beim Klinostatieren nicht neu induziert werden kann, aufgeholt haben, tritt die Aufrichtung des Stengels ein, die in diesem Stengelbereich auch bei normaler Wachstumslage vor sich gehen würde. Diese Darstellungen decken sich mit den Ausführungen ZOLLIKOFERS (1929, S. 278), die die anfängliche Überkrümmung der *Tussilago*-Stiele am Klinostaten darauf zurückführt, daß der negative Geotropismus schneller aufhört als die sog. „Epitropie" (PFEFFER 1904).

Ist das WS-Defizit der Oberseite genügend groß, so muß die Aufrichtungsbewegung schließlich über die Senkrechtstellung hinausgehen (Abb. 21, S. 337). Durch Einstecken eines Rasierklingensplitters in die konvexe Seite dicht unterhalb der Knospe wurde der WS-Transport einseitig verringert. Die Zellen auf der Unterseite konnten dadurch länger werden als auf der Oberseite. Es kam zur Umkehr der Krümmungsrichtung. Diese gegenläufige Krümmung hielt so lange an, wie noch neue streckungsfähige Zellen vorhanden waren. Danach setzte die übliche Aufrichtung ein.

VII. Schlußbetrachtungen

In allen nickenden Stadien findet sich eine senkrecht nach oben wachsende, unterhalb des Krümmungsscheitels liegende Hauptstreckungszone und ein senkrecht nach unten gerichteter apikaler Abschnitt. Es lassen sich eine Nickphase und eine Aufrichtungsphase gegeneinander abgrenzen. Jeder Stengelabschnitt durchläuft nach Erreichen der Streckungsbereitschaft zunächst die Nickphase, um dann mit dem Wachstumsmaximum in die Aufrichtungsphase einzutreten. Daraus ergibt sich, daß die Hauptstreckungszone bereits die Aufrichtungsphase erreicht hat, während der sich streckende apikale Bereich des Krümmungsbogens noch die Nickphase durchläuft. Da sich Nickphase und Aufrichtungsphase zeitlich und räumlich ablösen, lassen sich eine apikale Nickzone und eine basale Aufrichtungszone unterscheiden. Die endgültige Aufrichtung der Pflanze bedeutet nur, daß auch die obersten Stengelzellen die Aufrichtungsphase erreicht haben und der oberste Stengelbereich zur Aufrichtungszone wird.

Nickbewegung und Aufrichtungsbewegung werden beide durch verschieden starkes Streckungswachstum der gegenüberliegenden Stengelseiten hervorgerufen. In der Nickzone streckt sich die Konvexseite stärker als die Konkavseite. In der Aufrichtungszone holt die Unterseite die Oberseite in ihrem Wachstum wieder ein. Daraus wird die scheinbar

unterschiedliche WS-Wirkung in den beiden Phasen verständlich. In beiden Fällen führt hoher WS-Gehalt zu einer Förderung des Streckungswachstums. Dies bedeutet während der Nickphase eine Verstärkung der Krümmung, während der Aufrichtungsphase dagegen eine Beschleunigung der Aufrichtung.

Drei Faktoren führen zu einer Verstärkung des Krümmungswinkels:

1. Wachstumsverzögerung der Unterseite durch kräftigere Hemmstoffquerverschiebung.

2. Steile Zuwachskurven durch großes Angebot streckungsfähiger Zellen auf Grund innerer, eventuell aber auch durch die Außentemperatur beeinflußter Entwicklungsvorgänge.

3. Großes WS-Angebot zur Verwirklichung der steilen Zuwachskurven und Verhinderung eines WS-Defizits auf der konvexen Seite.

Die obigen Vorstellungen werden auf Grund verschiedener Beobachtungen und Versuche im Hinblick auf die Änderung des Krümmungswinkels entwickelt und an Hand des Schemas (Abb. 20, S. 335) diskutiert.

a) Schwach gekrümmte, junge Freilandpflanzen richten sich — ins Gewächshaus gebracht — vielfach wieder auf und beginnen dann einige Tage später mit der Nutationsbewegung (vgl. S. 329).

Erklärung: Durch die Temperaturerhöhung im Gewächshaus treten mehr Zellen in die sensible Phase ein. Dadurch entsteht ein hoher WS-Bedarf, der in dem an sich WS-armen Entwicklungsstadium nicht gedeckt werden kann. Das entstehende WS-Defizit — vornehmlich auf der Konvexseite — führt zu einer Aufrichtung (Schema B).

b) Entfernen des Fruchtknotens, Dekapitieren während der Blütezeit oder ausbleibende Befruchtung verhindern die vorübergehende postflorale Krümmungszunahme und bedingen einen vorzeitigen Aufrichtungsbeginn. Die Pflanzen richten sich aber langsamer auf und erreichen vielfach nicht die Senkrechtstellung. Künstliche WS-Gabe nach der Dekapitierung führt zu einer vorübergehenden Krümmungszunahme und anschließender Beschleunigung der Aufrichtung (vgl. S. 330ff.).

Erklärung: Die Eingriffe während der Anthese unterbinden den postfloralen WS-Strom aus der sich entwickelnden Frucht. Dadurch bleibt die durch WS-Mangel entstandene florale Krümmungsabnahme erhalten. Der anhaltende WS-Mangel verlangsamt die Streckung der Unterseitenzellen in der endgültigen Aufrichtungsphase und kann schließlich dazu führen, daß keine vollständige Geradstreckung erfolgt. Der hohe WS-Gehalt nach künstlicher WS-Gabe ermöglicht zunächst verstärkte Krümmung, verkürzt dann aber die Aufrichtungsphase durch relativ raschere Streckung der Unterseitenzellen.

c) Entfernen des Fruchtknotens oder der Knospe im jungen Entwicklungsstadium bedingen eine Verringerung des Krümmungswinkels, vorzeitigen Aufrichtungsbeginn, aber langsamere Aufrichtung, oft nicht bis zur Senkrechten (vgl. S. 331).

Erklärung: Die Verringerung des Krümmungswinkels läßt sich auf WS-Mangel während der ganzen Vegetationsperiode zurückführen. Die Eingriffe beeinträchtigen außerdem die Zellteilungen im Blütenstiel. Dadurch wird die endgültige Aufrichtungsphase früher erreicht. Die Aufrichtung geht wegen des WS-Mangels nur langsam vor sich.

d) Künstliche WS-Gabe nach den unter c) genannten Eingriffen führt zu einer Angleichung der Krümmungskurven an den Normalverlauf bis zur Blütezeit und vorzeitiger Aufrichtung. Bei den dekapitierten Pflanzen bleiben die Winkel allerdings kleiner; die Aufrichtung erfolgt sehr früh und außerordentlich steil (vgl. S. 331).

Erklärung: Der durch Entfernen des Fruchtknotens entstandene WS-Mangel wird durch WSP ausgeglichen, so daß zunächst normale Krümmungen auftreten können. Mit der Dekapitation wurden aber auch die Antheren als Hemmstoffbildner entfernt, so daß weniger Hemmstoff zur Unterseite fließen kann. Daraus ergibt sich eine geringere Wachstumsverzögerung der Unterseite, die — trotz des reichlichen WS-Angebotes — zu einer schwächeren Krümmung führt. Der vorzeitige Aufrichtungsbeginn ist durch die kleinere Zellzahl des Blütenstieles bedingt. Die Aufrichtung selbst kann bei großem WS-Vorrat sehr schnell vor sich gehen.

Unter Berücksichtigung der Befunde läßt sich auch ein Überblick über den gesamten Wachstums- und Krümmungsverlauf von *Fr. meleagris* geben.

Mit dem Eintritt der basalen Stengelzellen in die Streckungsphase setzt die Verlängerung des unbeblätterten Stengelabschnitts (Zone 1) ein. Der Sproß durchbricht die Erdoberfläche mit senkrecht nach oben weisender Knospe. Der erforderliche WS wird vornehmlich im Stengel und/oder in den Laubblättern gebildet und der Streckungszone zugeleitet. In den oberen Stengelbereichen finden noch Zellteilungen statt. Durch den Wind oder andere äußere Einflüsse wird der Stengel in geotropische Reizlage gebracht, und durch Querverschiebung des wahrscheinlich aus den Antheren stammenden Hemmstoffs wird eine Wachstumsverzögerung der physikalischen Unterseite erreicht. Dies führt zu einer Einkrümmung des Stengels oberhalb der Hauptstreckungszone. Mit fortschreitender Entwicklung nimmt die WS-Bildung in der Knospe zu. Der Krümmungsscheitel ist inzwischen in den beblätterten Stengelabschnitt (Zone 2) vorgedrungen. Der Zuwachs hat unter dem Einfluß der starken WS-Produktion seinen präfloralen Höchststand erreicht. Einige Tage vor der Blüte gehen Wachstum und WS-Bildung zurück. Die Hemmstoffproduktion in den Antheren bleibt erhalten, so daß wegen der Wachstumsverzögerung der konkaven Seite trotz des geringen WS-Angebotes nur ein geringer Rückgang des Krümmungswinkels zu verzeichnen ist. Inzwischen haben die Zellteilungen auch in den obersten Zonen aufgehört, der Stengel hat seine endgültige Zellzahl

erreicht. Mit der Pollination hört die Hemmstoffbildung der Antheren auf. Gleichzeitig setzt nach erfolgter Befruchtung eine erneute WS-Produktion des Fruchtknotens ein. Dadurch strecken sich die nun in die *sensible Phase* eintretenden basalen Zellen des Fruchtstieles rasch. Die Wachstumsgeschwindigkeit nimmt also wieder zu und bedingt die vorübergehende Krümmungsverstärkung. Schließlich kommen auch die apikalen Blütenstielzellen in die Streckungsphase, so daß die endgültige Aufrichtung des Stengels eingeleitet wird. Innerhalb weniger Tage ist die Geradstreckung der Fruchtstiele erfolgt.

Zusammenfassung der Ergebnisse

I. Der Wachstumsverlauf des Stengels von *Fritillaria meleagris* L. ist durch ein praeflorales und ein postflorales Zuwachsmaximum charakterisiert. Während des praefloralen Wachstumsmaximums befindet sich die apikalwärts wandernde Hauptstreckungszone im mittleren, beblätterten Stengelbereich. Das postflorale Maximum, das nach Beendigung der Zellteilungen im Stengel durch Streckung der Fruchtstielzellen entsteht, wird quantitativ durch den in der reifenden Frucht gebildeten und der Streckungszone zugeleiteten Wuchstoff (WS) beeinflußt. Ausbleibende Befruchtung und Entfernen des Fruchtknotens oder der Blüte während der Anthese führen zu schwächerer Streckung des Blütenstieles. Durch Heteroauxin-(IES-)Gabe nach der Dekapitierung kann die normale Streckung erreicht werden (S. 309).

Durch Exstirpation des Fruchtknotens oder Dekapitieren im jungen Knospenstadium läßt sich die Streckung der basalen Stengelzonen nur wenig beeinträchtigen. Der für die Streckung dieser Zellen erforderliche WS wird wahrscheinlich im Stengel und/oder in den Laubblättern und erst später zunehmend in der Knospe gebildet. Der natürliche WS-Vorrat der Pflanze reicht aber für eine maximale Streckung der untersten Stengelzellen nicht aus. Zusätzliche IES-Gabe im Anschluß an die Dekapitierung bedingt daher übernormale Streckung (S. 312).

Aber auch bei künstlicher IES-Gabe, also bei einem mehr oder weniger gleichbleibend starken WS-Strom, wurde die charakteristische 2-gipfelige Wachstumskurve verwirklicht (Abb. 7b, S. 311). Die Untersuchungen zeigen, daß dem WS als Zellstreckungshormon nur eine zeitlich begrenzte Wirkung zukommt. Nur wenn sich die Zellen in der entwicklungsbedingten Streckungsbereitschaft, in der *sensiblen Phase* befinden, vermögen sie sich unter dem Einfluß des Wuchsstoffes zu strecken. Die Streckung unterbleibt, wenn nicht genügend WS zur Verfügung steht, kann aber durch WS nicht wieder eingeleitet werden, wenn die *sensible Phase* — auch ohne Erreichen der maximalen Endlänge — beendet ist (vgl. S. 313ff.).

Das Entfernen der jungen Knospe — andeutungsweise auch die Exstirpation des jungen Fruchtknotens — führen zu einer Verminderung

der Zellteilungen im Blütenstiel. Anschließende IES-Gabe erhöht die Teilungsrate (S. 312 ff.). Die Zahl der Zellen bleibt aber geringer als bei Normalpflanzen. Es ist wahrscheinlich, daß die Zellteilungen durch den in der Knospe gebildeten natürlichen WS mit beeinflußt werden (S. 314).

II. Die mit Hilfe der Agar-Abfangmethode durchgeführten WS-Untersuchungen zeigen, daß der WS — außer im sehr jungen Knospenstadium — hauptsächlich in der Blütenregion gebildet und von hier aus basalwärts geleitet wird. Stadien großer Wachstumsintensität sind mit großer WS-Produktion verbunden. Während des floralen Wachstumsminimums läßt sich kein WS nachweisen (Abb. 8, S. 317). Die stärksten WS-Konzentrationen finden sich jeweils oberhalb der Hauptstreckungszone. Offenbar wird der WS in ihr verbraucht (Abb. 11, S. 324). Erst im aufrechten Fruchtstadium findet bei ausklingendem Wachstum eine Ansammlung des aus der Frucht abgeleiteten Wuchsstoffes in den basalen Stengelbereichen statt (S. 318 ff.).

Die jungen Antheren bilden Hemmstoffe, die sich durch positive Krümmungen im Hafertest bemerkbar machen. Die Hemmstoffe überlagern den in der Knospe gebildeten WS, so daß nach dem Entfernen der Antheren 12 h vor dem Abfangversuch die aus den Knospen und den anschließenden Stengelzonen abgefangenen Stoffe im Test stärkere WS-Wirkung zeigen (S. 322).

III. Die Nutationsbewegungen von *Fr. meleagris* sind dadurch gekennzeichnet, daß die Knospe nach anfänglich aufrechtem Austreiben des Sprosses im Verlaufe von wenigen Tagen nach Beginn der Einkrümmung des Stengels senkrecht nach unten gebogen wird. Vielfach ist während der präfloralen Zuwachsspitze eine Überkrümmung über die Senkrechtstellung hinaus zu beobachten. Während der Blütezeit heben sich die Stengel auf etwa 160°, um sich anschließend nach einer kurzfristigen Krümmungszunahme unter kräftiger Verlängerung des Fruchtstieles endgültig aufzurichten.

Die erste Einkrümmung beginnt in der untersten, unbeblätterten Stengelzone. Im Laufe der Entwicklung wandert der Krümmungs-Scheitel apikalwärts und hat während der Anthese den basalen Bereich des Blütenstiels erreicht. Dabei bleibt der Krümmungsscheitel immer oberhalb der Hauptstreckungszone, die selbst in der Aufrichtung begriffen ist (S. 327).

Auf die waagerechte Klinostatenachse gebrachte nickende Pflanzen strecken sich nach anfänglicher Krümmungszunahme im Laufe von 1—2 Tagen gerade. Die Nickbewegung wird durch die Schwerkraft induziert. Dagegen muß die postflorale Aufrichtung auf innere Ursachen zurückgeführt werden (S. 330).

An Hand des Schemas (Abb. 20, S. 335) wird die durch eine vorübergehend stärkere Streckung der Zellen der konvexen Stengelseite

entstehende Nickbewegung aus einer Wachstums*verzögerung* der Unterseitenzellen erklärt. Diese wiederum könnte durch eine Hemmstoffquerverschiebung in dem in geotropische Reizlage gebrachten Stengel hervorgerufen werden (S. 334 ff.). Diese Vorstellungen gestatten eine Deutung des normalen Krümmungsverlaufes und der durch experimentelle Eingriffe hervorgerufenen Abweichungen.

Im Krümmungsbogen lassen sich in allen Entwicklungsstadien bis zur endgültigen Aufrichtung eine apikale Nickzone und eine basale Aufrichtungszone unterscheiden. Jeder Stengelabschnitt durchläuft zunächst eine Nickphase, anschließend eine Aufrichtungsphase. Das Schema verdeutlicht, daß das Nicken nur so lange anhalten kann wie neue, streckungsfähige Zellen im apikalen Stengelbereich vorhanden sind. Treten auch sie in die Aufrichtungsphase ein, so streckt sich der Stengel endgültig gerade. Eine Verringerung der Zellzahl im Blütenstiel durch Exstirpation des Fruchtknotens oder Dekapitieren im jungen Entwicklungsstadium bewirkt daher eine vorzeitige Aufrichtung (S. 340).

Hoher WS-Gehalt und starke Krümmung korrespondieren nur während der Nickphase. Dagegen führt starkes WS-Angebot — die Streckungsfähigkeit der Zellen vorausgesetzt — zu steilerer Aufrichtung, wenn die Aufrichtungsphase erreicht ist (S. 339).

Die Untersuchungen weisen darauf hin, daß der normale Krümmungsverlauf nur erreicht wird, wenn Wachstum und WS-Bildung in genau abgewogenem Verhältnis zueinander stehen (S. 331).

Literatur

Borris, H., u. K. Bussmann: Über die Bedeutung des Wuchsstoffes für die Bewegungen der Blüten- und Fruchtstiele von Calandrina grandiflora. Jb. wiss. Bot. **88**, 519 (1939). — Bünning, E.: Grundvorgänge der pflanzlichen Formbildung. Naturwiss. Rdsch. **8**, 213 (1955). — Cholodny, N.: Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktionen. Jb. wiss. Bot. **65**, 447 (1926). — Fitting, H.: Die Hormone als physiologische Reizstoffe. Biol. Zbl. **56**, 69 (1936). — Funke, H., u. H. Söding: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem der Haferkoleoptile und der Kartoffelknolle. Planta (Berl.) **36**, 341 (1948). — Gimesi, F. St., u. G. L. Farkas: Die postfloralen Bewegungen des Blütenstiels von Tradescantia virginica L. Planta (Berl.) **36**, 635 (1949). — Haas, J.: Physiologie der Zelle. Berlin 1955. — Hatcher, E. S. J.: Studies in the vernalisation of cereals. IX. Auxin production during development and ripening of the anther and carpel of spring and winter rye. Ann. of Bot., N.S. **9**, 235 (1945). — Jost, L., u. E. Reiss: Zur Physiologie der Wuchsstoffe. II. Z. Bot. **30**, 335 (1936). — Katunskij, V. M.: On the causes auf pre- and postfloral movements of peduncles and scapes (of the genera Papaver, Crepis and Tussilago). C. r. Acad. Sci. USSR., N.S. **3**, 343 (1936a). — The development of the female gametophyt and the production of growth-promoting hormone by flower buds. C. r. Acad. Sci. USSR., N.S. **3**, 347 (1936b). — Kaupp, V.: Analyse positiv geotropischer Bewegungen oberirdischer Pflanzenorgane. Diss. Tübingen. Jb. wiss. Bot. **85**, 107 (1937). — Kirchner, O. v., E. Loew u. C. Schroeter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abt. 3. Stuttgart 1908. — Laibach, F., u. E. Maschmann: Über den Wuchsstoff der Orchideenpollinien. Jb. wiss. Bot. **78**, 399 (1933). — Meyer, F.:

Über die Verteilung des Wuchsstoffes in der Pflanze während ihrer Entwicklung. Diss. Frankfurt 1936. — MEYER, J., u. R. POHL: Neue Erkenntnisse zum Problem der phototropen Krümmung bei höheren Pflanzen. Naturwiss. **43**, 114 (1956). — PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904. — POHL, R.: 25 Jahre Wuchsstofforschung. Eine kritische Betrachtung des augenblicklichen Standes der Wuchstofforschung. Naturwiss. **41**, 392, 414 (1954). — RAWITSCHER, F.: Das Nicken der Mohnknospen. Jb. wiss. Bot. **67**, 737 (1927). — Der Geotropismus der Pflanzen. Jena 1932. — RUGE, U.: Übungen zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Pflanze, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1949. — SCHMITT, E. M.: Beziehungen zwischen der Befruchtung und der postfloralen Blüten- bzw. Fruchtstielbewegungen bei Digitalis purpurea, Digitalis ambigua, Althaea rosea und Linaria cymbalaria. Z. Bot. **14**, 625 (1922). — SCHULZ, H.: Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an Papaver. Jb. wiss. Bot. **60**, 1 (1921). — SÖDING, H.: Wirkt der Wuchsstoff artspezifisch? Jb. wiss. Bot. **82**, 534 (1936). — Wuchsstoffbildung und Wuchsstoffverteilung in der Kompositenstaude Heliopsis laevis im Laufe der Vegetationsperiode. Flora (Jena) **132**, 425 (1938). — Die Wuchsstofflehre. Ergebnisse und Probleme der Wuchsstofforschung. Stuttgart 1952. — STOLLEY, I.: Über die Ursachen der Bewegungen einiger Blütenstiele (Cyclamen, Narcissus, Tussilago Farfara, Oxalis). Jb. wiss. Bot. **67**, 52 (1927). — VARDAR, Y.: The change of the plagiotropic position in the peduncles with their age and its relation with IAA. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B. **20**, 199 (1955). — VOECHTING, H.: Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882. — WEINLAND, H.: Das Wachstum der Hypanthien bei den Oenotheren. Z. Bot. **36**, 401 (1941). — WENT, F. W.: Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1 (1928). — WIESNER, J.: Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **3**, 733 (1902). — WITSCH, H. v.: Untersuchungen über die Umstimmbarkeit plagiotrop und positiv geotrop reagierender Organe durch zusätzlichen Wuchsstoff. Ein Beitrag zur Wuchsstofftheorie pflanzlicher Reizbewegungen. Jb. wiss. Bot. **87**, 1 (1938). — ZIMMERMANN, W.: Die Georeaktionen der Pflanze. Erg. Biol. **2**, 115 (1927). — Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen. IV. Blütenbewegungen und andere Umstimmungsbewegungen. Jb. wiss. Bot. **77**, 393 (1932). — Wuchsstoff und plagiotrope Bewegungen bei Parthenocissus. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 496 (1936a). — Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Z. Bot. **30**, 209 (1936b). — ZOLLIKOFER, C.: Die Beziehungen der postfloralen Blüten- und Fruchtstielbewegungen von Tussilago Farfara zur Befruchtung und Fruchtentwicklung. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **69**, 227 (1924). — Untersuchungen zur floralen Bewegung von Tussilago Farfara. Z. Bot. **21**, 273 (1929).

Dr. H. KALDEWEY, Institut für Umweltforschung, Hamburg 1, Gurlittstraße 37

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Aus der Reihe: **Verständliche Wissenschaft**

Naturwissenschaftliche Abteilung, herausgegeben von Professor Dr. **Karl v. Frisch**, München.

Die Biologie der Blüte

Von Dr. **Fritz Knoll**, Professor der Botanik, Direktor des Botanischen Instituts und Gartens der Universität Wien i. R. (Band 57.) 1.—6. Tausend. Mit 79 Abbildungen. VIII, 164 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 7.80

Die Saftströme der Pflanzen

Von Dr. **Bruno Huber**, Professor der Anatomie, Physiologie und Pathologie der Pflanzen an der Universität München, Direktor des Forstbotanischen Institutes der Bayerischen Forschungsanstalt. (Band 58.) 1.—6. Tausend. Mit 75 Abbildungen. VIII, 126 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 7.80

Die Entstehung der Kulturpflanzen

Von Professor Dr. **Franz Schwanitz**, Staatsinstitut für angewandte Botanik, Hamburg. (Band 63.) 1.—6. Tausend. Mit 59 Abbildungen. VI, 151 Seiten Kl.-8°. Ganzleinen DM 7.80

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Das Leben der Gewächse

Ein Lehrbuch der Botanik. Von Dr. phil. **Friedrich Oehlkers**, o. Professor der Botanik an der Universität Freiburg i. Br. In zwei Bänden.

Erster Band: **Die Pflanze als Individuum**

Mit 523 Textabbildungen. VIII, 463 Seiten Gr.-8°. 1956. Ganzleinen DM 39.60

Zweiter Band in Vorbereitung.

Aus den Besprechungen:

Das Werk von Oehlkers ist ein Lehrbuch im echten Sinne des Wortes Kenntnis der einfachsten Grundlagen wird, wenn auch nicht unbedingt, vorausgesetzt. Das Buch ist nicht bestimmt zum flüchtigen Erraffen, sondern zum Studium, führt dann aber bis an die derzeitige Erkenntnisfront heran. Die Lektüre ist für den ernsthaften Interessenten eine Freude, wozu die ausgezeichnete Art der Darstellung und vor allem die hervorragende und reiche, größtenteils neugeschaffene Bebilderung wesentlich beitragen. Die für ein Lehrbuch erforderliche relative Vollständigkeit bezüglich aller wichtigen Probleme wird angestrebt und erreicht. Das Besondere ist, daß in die allgemeine Botanik eine zusammenhängende Fortpflanzungs- und Vererbungslehre eingefügt wurde. Auf letztere (etwa 50 Seiten) sei ganz besonders hingewiesen. Der vorliegende Band enthält außerdem die Gestaltlehre und die Entwicklungsphysiologie. Der zweite Band wird Stoff- und Energiewechsel und die Verhältnisse behandeln, die zwischen den Lebewesen bestehen.

„Forstarchiv"

. . . Oehlkers Buch gehört zu den wenigen, die deutlich eine Sonderstellung einnehmen. Der Stoff wird in ihm nicht nach den herkömmlichen Gesichtspunkten ausgewählt, geordnet und behandelt. So gewinnt das Buch eine besondere Note; jedem Studenten, auch wenn er schon ein anderes Lehrbuch benutzt oder schon über die ersten und mittleren Semester hinaus ist, kann dringend empfohlen werden, diese Darstellung durchzuarbeiten . . .

Gerade durch dieses Abweichen vom Herkömmlichen bietet das Buch dem Leser viele wertvolle Impulse. Besonders hervorgehoben werden darf, daß die Auswahl der Beispiele im Text und in den Abbildungen die Originalität und die souveräne Beherrschung ebenso erkennen lassen wie die überall eingeflochtenen eigenen Gedanken des Verfassers. Unter den Abbildungen finden sich viele Originale. Durch diese und durch die Umzeichnung von Bildern aus anderen Veröffentlichungen gewinnt das Buch ebenfalls eine eigene Note. Im Text spürt der Leser überall das erfolgreiche Bemühen, wichtige Forschungsarbeiten auch der jüngsten Zeit einzuarbeiten. Besonders die Cytologie und die Vererbung erfahren dadurch einen sonst in den Lehrbüchern deutscher Sprache nicht erreichten hohen Stand. Die jüngeren und älteren Leser des Buches werden sich im Dank an den Verfasser und in dem Wunsch nach einem baldigen Erscheinen des zweiten Teiles einig sein.

Professor E. Bünning, *Tübingen*
in „Berichte über die gesamte Biologie"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany